

# Studien zur Urgeschichte des Wirbelthierkörpers.

Von

Anton Dohrn.

---

Mit Tafel 10—15.

---

## XIII. Über Nerven und Gefäße bei *Ammocoetes* und *Petromyzon Planeri*.

### Einleitung.

Die Anschauungen über die Stammesverwandtschaft der Cyclostomen und Tunicaten, welche in früheren Nummern dieser »Studien« vorgetragen worden sind, haben den Anlass dazu geboten, dass CH. JULIN, vertraut mit den Entwicklungsphänomenen und dem Bau der Tunicaten, sich durch directe Untersuchung des Baues des *Ammocoetes* über Recht und Unrecht der von mir geäußerten Hypothesen hat vergewissern wollen. In fünf »Vorläufigen Mittheilungen«<sup>1</sup> liegen die ersten Früchte dieser Untersuchungen vor, die zu dem Ergebnis gelangen, dass ich fast in allen Punkten Unrecht habe und meine Folgerungen nicht nur in sich selbst ungegründet, sondern auch auf unvollständig oder fehlerhaft angestellte Untersuchungen basirt seien.

---

<sup>1</sup> Les deux premières fentes branchiales des Poissons Cyclostomes sont-elles homologues respectivement à l'évent et à la fente hyobranchiale des Sélaciens? in: Bull. Acad. Belg. Tome 13. pag. 275—293. Quelle est la valeur morphologique du corps thyroïde des Vertébrés? ibid. pag. 293—300. De la valeur morphologique du nerf latéral du Petromyzon. ibid. pag. 300—309. Le système nerveux grand sympathique de l'*Ammocoetes* (*Petromyzon Planeri*). in: Anat. Anz. 2. Jahrg. pag. 192—201. Des origines de l'aorte et des carotides chez les Poissons cyclostomes. ibid. pag. 228—238.

Es kann somit nicht unpassend sein, von Neuem den Thatbestand an der Hand anatomischer und embryologischer Forschung zu ermitteln, und sine ira et studio zunächst das Factische, danach das Theoretische zu behandeln. Ich werde mich dabei derselben Reihenfolge bedienen, welche JULIN adoptirt hat, und beginne mit

### 1. Bildung der Pseudobranchialrinne des *Ammocoetes*.

Während JULIN die oben citirte Vorl. Mittheilung in den Druck beförderte, geschah dasselbe meinerseits mit der XII. Studie<sup>1</sup>, in welcher ich den von VAN BENEDEN und JULIN gemeinschaftlich schon früher geäußerten Einwürfen gegenüber meine Angaben über die Natur der Pseudobranchialrinne aufrecht hielt und auch die seitdem erschienenen Angaben des englischen Morphologen A. SHIPLEY zu meinen Gunsten anführte.

Ich will dem in der XII. Studie Gesagten nun noch das Folgende beifügen. Dabei nehme ich als erwiesen an, dass die Herkunft der betr. Wimperrinne, die ich Pseudobranchialrinne genannt habe, aus einem vordersten Paare Entodermsäcke geschieht. Es könnte aber möglicherweise argumentirt werden, dass dieses Paar Entoderm-ausstülpungen nicht einem Paar Kiemensackausstülpungen gleichwerthig sei, sondern eine unabhängige, nur auf die Bildung jener Rinne bezügliche Bedeutung habe<sup>2</sup>. Ich will deshalb den Process der Rinnenbildung noch wesentlich eingehender, als bisher, an dieser Stelle schildern.

Was die spätere Rinne gegenüber den Kiemensackbildungen auszeichnet, resp. von ihnen unterscheidet, ist vor allen Dingen der Umstand, dass die sie bildenden Zellen in keinerlei Berührung mit der Haut, mit Ectodermzellen stehen. Zwischen der äußeren Oberfläche der Rinne und der Körperwand finden sich in großer Menge Muskeln, Nerven, Gefäße, — ja sogar die ganze Masse der Kiemenblattbildungen der Hyoidspalte, auf deren ins Innere des Branchialraumes vorspringendem Theile die Pseudobranchialrinne gelagert ist. Sie ist also bei dem entwickelten *Ammocoetes* so weit von der Körperwandung entfernt, wie es nur möglich ist. Wäre sie eine nachträgliche Neubildung, die etwa nur eben diesen Hyoidbogen beträfe, wie es Wimperbögen auf allen übrigen Kiemenbögen bei *Ammocoetes* giebt, die schon SCHNEIDER (Beitr. z. Vergl. Anat. u. Entw. pag. 84) erwähnt hat,

<sup>1</sup> Diese Zeitschrift 7. Bd. pag. 301 ff.

<sup>2</sup> Dies ist seitdem von E. VAN BENEDEN geschehen.

so müsste sie in ähnlicher Weise, wie diese letzteren entstehen, ohne Zusammenhang mit dem vordersten Entodermsackpaare. Die Untersuchung lehrt aber das Gegentheil. Die vorderste Entodermausstülpung legt sich von Hause aus vollkommen so an, wie die späteren Kiemensäcke (Taf. 10 Fig. 5—7 *I*), und mit ihrer äußersten Spitze berührt sie, wie jene, die Ectodermwandung. Die gesammte Masse von Muskeln, Nerven, Gefäßen und Kiemenblättchen, welche später die Pseudo-branchialrinne von dem Ectoderm trennen, liegen ihrer Entstehung nach theils vor theils hinter diesem vordersten Entodermsackpaare, welches in seiner frühesten Anlage nicht die geringste Schwierigkeit, in topographischer Beziehung, haben würde, wie die übrigen Kiemensäcke mit dem Ectoderm zu verschmelzen und eine Kiemenspalte zu bilden. Aber da ein solches Verschmelzen und der Durchbruch der verschmolzenen Partie nicht geschieht, so giebt das eben den Anlass zu den Interpretationsverschiedenheiten, welche bisher bestanden haben.

Nachdem die vordersten Entodermausstülpungen das Ectoderm berührt haben — wobei zu bemerken ist, dass die Richtung dieser Ausstülpungen etwas nach vorn gekehrt ist, und der Hohlraum, den ihre Wände einschließen, um wenigens schmaler ist, als der der anderen, zu wirklichen Kiemensäcken werdenden — beginnt auch langsam die Involution, d. h. diese vorderste Ausstülpung zieht sich von dem Entoderm wieder zurück, wobei der Hohlraum in der Richtung seiner Längsachse sich verkürzt (Taf. 10 Fig. 8 und 9 *I*).

Da die vordere Wandung der beiden Säcke indess zu gleicher Zeit die vorderste Partie des ganzen Entoderms ist, welches in der Mitte an die nach hinten vordringende Wandung des Stomodaeums anstößt, auf beiden Seiten aber von dem Zellmaterial der vordersten Kopfhöhlenwandungen (Taf. 10 Fig. 7 *V. Kopfh.*) resp. von dem Lumen eines großen, aus dem Conus arteriosus kommenden Gefäßes begrenzt wird (Fig. 7 *Spr. Art.*) — dem später völlig obliterirenden Homologon der Spritzlocharterie — so geht diese Zurückziehung der vordersten Entodermsäcke mit einer Concentration des sie bildenden Zellmaterials Hand in Hand.

Diese Concentration besteht in einer Aneinanderlagerung der Zellen beider Wandungen, wobei das bisher bestehende Lumen in ähnlicher Weise verstreicht, wie ich es in der XI. Studie von dem Spritzlochsack der Teleostier beschrieben habe. Es erhält sich indess eine innere Vertiefung an der Stelle, wo die beiden Entodermsäcke in den Gesamthohlraum des Branchialraumes mündeten. Der äußere

Zipfel aber der sich zurückziehenden Entodermsäcke scheint eine Degeneration seines Zellmaterialies zu erleben, denn, während die Theile der Wandungen, welche an das Stomodaeum resp. an den Hyoidbogen angrenzen, nur eine Zusammenschiebung und entsprechende Verlängerung ihres Zellmaterialies in der Längsachse der Zellen erleiden, bemerkt man an der nach der Haut zu gerichteten Spitze der Säcke eine Ansammlung der Dotterplättchen und Vacuolenbildung — ein Process, der vielleicht eine Resorption des überflüssig gewordenen Zellmaterialies bedeutet.

Diesen Involutionsprocess der beiden vordersten Entodermausstülpungen begleitet eine stark vorschreitende Evolution des Stomodaeums, welches seine bisher schon tief hineingehende Einstülpung durch seitliche Bildung zweier besonderer Taschen wesentlich complicirt (Taf. 10 Fig. 8, 9 *Stom.T.*).

Diese Taschen des Stomodaeums entstehen gerade an der Stelle, wo die vordere Kopfhöhle gelegen ist. Die vordere Kopfhöhle ward von früheren Autoren als das Äquivalent zweier Kopfhöhlen der Selachier aufgefasst: der mandibularen plus der praemandibularen. Ich habe schon früher (XII. Studie pag. 328 ff.) meine Zweifel an der Richtigkeit dieser Auffassung betont. Diese Zweifel stützten sich zum wesentlichen Theil auf die aus der Beobachtung resultirende Unwahrscheinlichkeit, die Augenmuskeln aus einem Abschnitt dieser Kopfhöhlen abzuleiten. So weit ich es bisher ermitteln konnte, geht das gesammte Zellmaterial dieser scheinbar doppelten Kopfhöhle in die Formation der Musculatur für das Stomodaeum und das Velum auf — nichts geht an das Auge über. Ich gebe diese Behauptung indess durchaus nicht als eine zweifellose: wer die Bildung und Umbildung der Zellen dieser Kopfhöhlen zu verfolgen sucht, wird rasch inne werden, mit welchen Schwierigkeiten er zu kämpfen hat: und wer gewohnt ist, diese Verhältnisse an Selachiern zu studiren, möge nur ja die Illusion fahren lassen, dass er nun auch gleich mit den Cyclostomen fertig werden könne: die Schwierigkeiten, welche die histologische Beschaffenheit der letzteren bietet, sind ungleich größer. Es ist deshalb auch meine Absicht, über die Kopfhöhlen der Cyclostomen an anderer Stelle im Zusammenhange zu berichten und dabei auch einer Schicht von Muskelzellen zu gedenken, deren Zugehörigkeit zur Kiemen- und Mundmusculatur nicht zweifelhaft sein kann, die aber, so weit ich bisher ermitteln konnte, kein Paradigma bei den Selachiern findet.

Hier interessirt uns wesentlich nur die hintere Partie der vor-



ersten Kopfhöhle, aus welcher die Musculatur des Velum hervorgeht. da sie, wie zur Bildung des Velum überhaupt, so auch zur Umgestaltung der vordersten Entodermausstülpung in gewissen Beziehungen steht. Die hintere Partie der Kopfhöhle wird von der vorderen in bestimmter Weise abgegliedert gerade durch die Bildung der seitlichen Taschen des Stomodaeums (Taf. 10 Fig. 8—10). Während sich anfänglich ein Hohlraum zwischen dem vorderen und dem hinteren Stück dieser Kopfhöhle zeigt, der wie es scheint, zu einem Blutgefäß wird, schiebt sich allmählich die seitliche Wandung des Stomodaeums hier hinein, erst rundlich, dann winklig und schließlich mit so spitzem Winkel und so tiefer Ausbuchtung, dass es den Anschein gewinnt, als handle es sich um eine vordere Kiemensackbildung, und als wollte diese Ausstülpung mit der äußeren Haut verschmelzen und nach außen durchbrechen. Hinter dieser Stomodaeumausstülpung und der Vorderwand des Entoderms resp. seiner vordersten seitlichen Ausstülpung befindet sich nun die hintere Partie der vordersten Kopfhöhle, aus der die Musculatur des Velum hervorgeht, und da findet sich ferner der letzte Rest der bereits wesentlich verengerten Spritzlocharterie; außen von der Kopfhöhlenwandung erkennt man einen Nerven, dessen Fasern aus dem Trigeminalganglion hervorgehen (Taf. 10 Fig. 8—10 *N.max.inf.*), und der offenbar den N. maxillaris inferior bildet, und schließlich findet man gerade in der Mitte, da, wo die vorderste Entodermpartie an das Stomodaeum anstößt, eine zweite kleinere Taschenbildung des letzteren, welche zwischen die Entodermwandung und die Kopfhöhlenwandung eindringt, aber bei Weitem nicht so weit zur Seite reicht, als die vordere, große Ausstülpung des Stomodaeums.

Während also nun das Stomodaeum eine solche doppelte Taschenbildung vornimmt, zieht sich die vorderste oder Pseudobranchialausstülpung des Entoderms im Gegentheil in sich zusammen; diese Zusammenziehung erreicht sogar einen so hohen Grad, dass man gerade in dem Stadium, wo die Stomodaeumwandung mit der Entodermwandung in der Mitte verschmilzt und durchbricht (Taf. 10 Fig. 8 und 9 *Sept.*), von den Pseudobranchialtaschen als solchen nichts mehr gewahrt, sondern nur eine aus hohen Cylinderzellen bestehende innen leicht eingebuchtete seitliche Wandung des Entoderms vorfindet. Der Längsdurchmesser der gesammten Zellen dieser Partie ist jetzt ein auf die sagittale Mittelebene des Körpers senkrechter geworden, während vorher dieser Durchmesser parallel oder nahezu parallel mit der Längsebene war. Dabei erkennt man noch gerade

gegenüber der inneren Ausbuchtung eine äußere stumpfe Spitze dieser seitlichen Wandung des Entoderms — die letzte Andeutung des ehemaligen Pseudobranchialsackes. Es ist ferner bemerkenswerth, dass die Zellen dieser Pseudobranchialpartie die ganze Dicke der Wandung einnehmen, dass nicht etwa eine doppelte oder dreifache Schicht aus der Rückbildung und Zusammenziehung des Pseudobranchialsackes hervorgegangen ist, sondern nur eine einfache mit außerordentlich verlängertem Längsdurchmesser der einzelnen Zellen. (Auf der Zeichnung tritt dieser Umstand nicht hervor.)

Nach vorn sowohl, wie nach hinten, d. h. also gegen das Stomodaeum sowohl wie gegen den Hyoidbogen, verkürzt sich der Durchmesser dieser Zellen und es reihen sich gewöhnliche Entodermzellen an sie an. In der Mittellinie platten sich nun die sich berührenden Entoderm- und Stomodaeumzellen vollkommen an einander ab, verschmelzen, verwandeln sich in eine zusammenhängende dünne Membran, und diese reißt ein (Fig. 9).

Damit ist der Anfang der Velumbildung gegeben.

Es ist nun interessant und wichtig, festzustellen, welche Entodermzellen die Innenseite des Velum bekleiden, besonders in Hinsicht auf die vorher erwähnten, in ihrem Durchmesser so sehr verlängerten Pseudobranchialzellen. Nehmen letztere an der Epithelialbekleidung des Velum Theil oder nicht?

Betrachten wir die topographischen Beziehungen aller beteiligten Elemente vor dem Durchreißen der Scheidewand zwischen Stomodaeum und Darm, so finden wir den tiefsten Punkt des großen vorderen Ausstülpungssackes des Stomodaeums (Fig. 9) ungefähr auf derselben Querebene mit der dünnsten Stelle jener Scheidewand und somit noch etwas vor denjenigen Zellen der Pseudobranchialpartie, welche ihren Durchmesser verlängert haben. Der Punkt also, wo nachher das Velum den spitzen Umschlagswinkel (Fig. 10—12 *U. W.*) gegen die Darmwand macht, wird von Zellen gebildet, die nicht zu dem Pseudobranchialgebiet gehören, sondern zur vorderen Grenz wand des Entoderms. An sie grenzen freilich die weitest nach vorn gelegenen Pseudobranchialzellen an. Dies festzustellen ist darum wichtig, weil in weiter entwickelten Stadien dieser Umschlagswinkel leicht verwechselt werden könnte mit dem früher hier sich findenden tiefsten Punkt der Pseudobranchialsackausstülpung; diese Verwechslung wird dadurch leicht, weil die vordere Ausstülpung des Stomodaeums nach hinten, d. h. analwärts sich vertieft (Fig. 13 *Stom. T.*), so dass das Velum von seiner Basis aus sich erst nach vorn, oral-

wärts biegt, dort umbiegt und nun mit seinen beiden freien Lappen nach hinten in den Darm sich erstreckt, um je nach den Umständen den Zugang zum Branchialdarm zu öffnen oder zu schließen. Der eigentliche Umschlagswinkel (Taf. 10 Fig. 13 *U.W.*) des Velum, wo es sich vom Darm absetzt, liegt also mehr analwärts als der zweite innerhalb des Velum selbst belegene Knickungswinkel (Taf. 10 Fig. 13 *K.W.*).

Die große Ausdehnung der beiden freien Lappen des Velum kommt nun aber dadurch zu Stande, dass die zweite hintere Ausstülpung des Stomodaeum, deren wir oben auf pag. 237 gedachten, sich ausstreckt und eine beträchtliche Verlängerung der Ectodermwandung dieser Lappen darstellt, so dass bei Öffnung der Velumsspalte die äußerste Spitze der Velumlappen Anfangs bis über die Hyoid- und an die erste Branchialspalte hinüberraagt. Später verändern sich diese topographischen Verhältnisse durch Verschiebungen, die uns hier zunächst nicht interessiren.

Die Bildung des Velum hat nun entweder directen oder indirecten Einfluss auf die noch weiter vor sich gehende Zusammenschiebung der Pseudobranchialzellen. Halten wir fest, dass die vordere Grenze der letzteren gerade an dem Umschlagswinkel liegt, den das Velum mit dem Branchialdarm bildet (Fig. 10), so erkennen wir, dass die Branchialzellen allmählich nach hinten gedrängt und fast ganz auf die Vorderseite des Hyoidbogens geschoben werden (Fig. 11), der sich, wie alle Kiemenbögen, nach innen vorwölbt. Dabei geräth der bisher in senkrechter Richtung auf der sagittalen Längsebene sich findende und den letzten Rest des Pseudobranchialsackes vorstellende Winkel des Pseudobranchialzellgebietes — welchem eine gegen die Körperwand gerichtete Vorwölbung dieses selben Zellcomplexes entspricht — gleichfalls auf den Hyoidbogen, nimmt eine schräge Richtung gegen die sagittale Längsebene an und bildet mit ihr mehr und mehr einen spitzen Winkel, dessen Scheitelpunkt analwärts gerichtet ist, während die vordere Begrenzungsfläche des gesammten Pseudobranchialzellgebietes schräg und vorn gegen den Knickungswinkel des Velum sich wendet.

Auf der Mitte dieses Zellgebietes findet sich nach wie vor der letzte Rest der Einstülpung des Pseudobranchialsackes, und fassen wir nun diese Stelle scharf ins Auge, so gewahren wir, dass mit gleichzeitig zunehmender Verschiebung und Zusammendrängung all dieser Zellen auf die vordere Wand des Hyoidbogens eine neue Vertiefung derselben Platz greift an der Stelle, wo der letzte Rest der

Pseudobranchialausstülpung zu sehen war. Diese neue Vertiefung ist der Beginn der eigentlichen Pseudobranchialrinne, deren Lage somit ganz genau dem Pseudobranchialsack entspricht, deren Continuität mit letzterem somit keinem Zweifel unterliegen kann (Taf. 10 Fig. 11 *I.Ps.Br.R.*)

Die weitere Ausbildung der Rinne geht nun durch zunehmende Vertiefung ihres Lumens vor sich, bei gleichzeitiger Vorwölbung ihrer sie begrenzenden Ränder. Und da sich zur selben Zeit ein Gefäßlumen unter und vor ihr herstellt, so schiebt sich besonders ihr vorderer Rand beträchtlich vor, so dass er auf dem Querschnitt wie ein abgerundeter Höcker zwischen dem Umschlagswinkel des Velum und der eigentlichen Pseudobranchialspalte erscheint (Fig. 12 und 13 *Ps.Br.R.*)

Allmählich schiebt sich nun dieser Höcker so weit nach vorn hinaus und erleidet gleichzeitig eine solche Biegung nach innen, dass das Lumen der Rinne selbst statt wie bisher sehräg nach vorn gerichtet zu sein, vielmehr senkrecht auf die sagittale Längsebene des Körpers gerichtet erscheint — ja auch damit hat dieser Verschiebungsprocess kein Ende, sondern durch fortwährende Dislocation aller betreffenden Theile nimmt schließlich das Lumen der Pseudobranchialrinne eine nach hinten gewendete Richtung an, und erscheint Demjenigen, welcher ihren Entwicklungsprocess nicht Schritt vor Schritt verfolgt hat, als eine selbständige Rinnenbildung an einem Theile des Hyoidbogens.

So konnte es denn geschehen, dass diese Wimperrinnen als eine accessorische Bildung des Kiemendarmes des *Ammocoetes* in ihrer hochwichtigen morphologischen Bedeutung unterschätzt und mit der späteren, am Boden des Kiemendarmes verlaufenden unpaaren Wimperrinne als eine Bildung angesehen wurden.

Es ist nun noch von Wichtigkeit, die Beziehungen der Pseudobranchialrinne zur Mündung der Thyreoidea näher darzulegen.

Wie schon von früheren Autoren betont ward, befindet sich diese Mündung zwischen der dritten und vierten Kiemenspalte, nicht am Anfang des Branchialdarmes, also nicht an der Stelle, wo das Stomodaeum in das Entoderm durchbricht.

Schon in der VIII. Studie (diese Zeitschrift 6. Bd. 1885) pag. 49 habe ich angegeben, dass die erste Anlage der Thyreoidea bei *Ammocoetes* eine Vertiefung des vordersten Endes des Entoderms darstellt, und dass von dieser selben Stelle aus die beiden Spritzlochsäcke ihren Anfang nehmen. Dies von Neuem zu betonen ist sehr wichtig,



weil nur so der Umstand begriffen werden kann, dass auch später nach Verschiebung und Verengerung der Thyreoideamündung die beiden Pseudobranchialrinnen in sie einlaufen. Denn da die Spritzloch- oder Pseudobranchialsäcke fortdauernd und von Anfang an in die Einsenkung der Schilddrüse einmünden, also die Zellen der einen mit denen der anderen in unmittelbarem Contact beharren, so schiebt sich auch das unterste Ende der Spritzlochsäcke mit der Thyreoideamündung nach hinten. Verstreicht nun das ursprüngliche Lumen der Spritzlochsäcke und zieht sich ihre äußere Spitze immer weiter nach innen zurück, so findet das auch am Boden derselben statt, wo die Zellen direct mit der Thyreoidea sich berühren, und wenn dann die Rinne als solche ihre erneute Vertiefung erfährt, so geht dieser Process auch eben so in der nächsten Nähe der Thyreoidea, wie an der dorsalen Wandung des Branchialdarmes vor sich, und so gleitet die Pseudobranchialrinne am Boden des Branchialdarmes bis zwischen die dritte und vierte Kiemenspalte hinunter. Also auch dieses sonst schwer begreifliche topographische Verhalten der Pseudobranchialrinne erklärt sich leicht durch die Beobachtung des allmählichen Entwicklungsganges und den Verlauf der Verschiebungen.

Es ist nun ferner geltend gemacht worden, dass Wimperstreifen sich nicht bloß auf dem vordersten Kiemenbogen hinter dem Velum, sondern auf allen Kiemenbögen des *Ammocoetes* befinden, dass somit eine besondere morphologische Bedeutung dieser vordersten Rinne schwerlich beiwohnen könne. Aber auch dieses Argument ist leicht zu entkräften.

Beobachtet man nämlich die Entwicklung der Kiemenbögen (Taf. 10 Fig. 14—16), so gewahrt man zur selben Zeit, wo die Pseudobranchialrinne bereits besteht, wenn auch nur als seichte Rinne, eine histologische Differenzirung aller Kiemenbögen an ihrem am meisten nach innen vorspringenden Theile. Die dort befindlichen Epithelzellen vergrößern sich wesentlich, die Kerne rücken an die Basis der einzelnen Zellen, deren äußere Oberfläche eine schärfere, cuticula-artige Begrenzung gewinnen. Die Zellen verlängern sich, convergiren etwas um einen ideellen Mittelpunkt, ihre nach dem Lumen des Darmes gerichtete Partie bekommt einen matten, sich weniger färbenden Inhalt und schließlich scheinen sie sich als über einander liegende kleine Drüsen zu constituiren. Diese kleinen Drüsen bieten auf dem Querschnitte eine centrale, nicht tiefe Grube dar — ob sie irgend eine specifische Absonderung liefern, ist natürlich schwer zu entscheiden. Vor diesen Drüsenbildungen differenziren sich die nach



vorn gelegenen Zellen als Flimmerzellen, so dass bei späterem Wachs-  
thum die Drüsen gegen die Sagittalmittlebene gerichtet sind, wäh-  
rend die Flimmerbögen vielmehr gegen die Außenseite zu sich finden.

Es bleibt bezüglich der Pseudobranchialrinne nun noch ein be-  
reits früher (XII. Studie pag. 312) berührtes Missverständnis genauer  
aufzuklären, nämlich die Meinung, als haben die beiden Pseudo-  
branchialrinnen eine directe Fortsetzung in der ventralen Mittellinie  
des Branchialdarmes von der Mündung der Thyreoidea rückwärts bis  
zum Ösophagus.

Wie ich a. a. O. constatirte, münden die Pseudobranchialrinnen  
als solche bereits in den definitiv verengerten Ausführungschanal der  
Thyreoidea ein, während die mittlere hintere Wimperrinne noch gar  
nicht besteht, vielmehr die ventrale Wand des Branchialdarmes in  
etwas convexer Lagerung ihrer einzelligen Schicht nach innen vor-  
springt. Erst nach 24—36 stündiger weiterer Entwicklung von dem  
eben bezeichneten Stadium gewahrt man eine seichte Einsenkung der  
ventralen Wandung über dem hinteren Abschnitte der Thyreoidea,  
und diese Einsenkung macht sich nicht einmal an dem Ausführungs-  
canal der Thyreoidea zuerst geltend, sondern etwas weiter rückwärts.  
Von diesem Punkte aus schreitet sie sowohl nach vorn, wie nach  
hinten vorwärts, geht zunächst aber in letzterer Richtung nicht über  
den Bereich der Thyreoidea selbst hinaus.

Was nun die Behauptung betrifft, sie stelle eine Verschmelzung  
der beiden Pseudobranchialrinnen neben der Mündung der Thyreoidea  
dar, so widerlegt sich dieselbe sofort durch eine oberflächliche Prü-  
fung einer Querschnittserie. Vergleicht man nämlich die Richtung  
der Lumina der letzteren mit derjenigen der ventralen hinteren, so  
gewahrt man, dass sie sich fast entgegengesetzt verhalten. Durch  
die Verschiebungen, die die Thyreoideamündung erfährt, nehmen die  
Pseudobranchialrinnen auf ihrem Laufe von der dorsalen Fläche des  
Branchialdarmes in die Thyreoideamündung eine Art schraubenför-  
miger Drehung an. An der dorsalen Fläche ist ihr Lumen senkrecht  
gegen die horizontale Längsebene des Darmes gestellt; dann steigt  
sie in einem Bogen so weit herab, bis das Lumen parallel mit dieser  
Ebene liegt, darauf geräth sie an die ventrale Wandung und dreht  
sich allmählich so sehr, dass sie wiederum senkrecht steht, aber von  
der entgegengesetzten Seite, schließlich aber, indem sie in den Aus-  
führungsgang der Thyreoidea selbst gelangt, wendet sie sich wieder  
und endet in schräg von oben gegen die Wandung des Canals ge-  
wendeter Richtung (Taf. 11 Fig. 1 *Psbr.R.*). Die hintere mediane

Einsenkung aber ist von Anfang an senkrecht gegen die Horizontalebene gelegen, zwischen ihr und dem Ende der Pseudobranchialrinnen besteht keinerlei directe Verbindung, ja, da die Richtung des Thyreoidea-Ausführungscanals eine schräg von hinten nach vorn gewendete ist, so überlagert die mediane hintere Rinne die Pseudobranchialrinne, so dass beide auf demselben Querschnitte zum Vorschein kommen, was nicht der Fall sein könnte, wäre die erstere die Fortsetzung der letzteren.

Dies sind die Beziehungen der beiden Rinnen, wie sie sich in ihrer Entwicklung darstellen. Bei erwachseneren *Ammocoetes* erstreckt sich die mediane hintere Rinne zwar noch über das hintere Ende der Thyreoidea hinaus, jedoch verläuft sie seicht zwischen der 5. und 6. Kieme, gelangt aber keineswegs bis in den Ösophagus.

Ich habe bisher direct zu zeigen gesucht, dass 1) ein Paar vorderster Entodermausstülpungen angelegt werden, vor den späteren definitiven ersten Kiemensäcken, 2) dass dieses erste Paar nicht nach außen durchbricht, sondern eine Reduction erleidet, 3) dass aus dem Zellmaterial dieser Säcke die spätere Flimmerrinne hervorgeht, welche ich Pseudobranchialrinne genannt habe, 4) dass diese Rinne *sui generis* ist und nicht mit den Flimmerbögen der eigentlichen Kiemebogen verwechselt werden darf, 5) dass die ventrale hintere unpaare Flimmerrinne eine Bildung für sich und nicht ein integraler Theil der Pseudobranchialrinnen ist.

Es bleibt mir nun übrig, den Beweis zu liefern, resp. nach den bereits in der XII. Studie dargelegten Angaben zu verstärken, dass jenes vorderste Paar Entodermausstülpungen seiner Lagerung und seiner Beziehungen zu den Gefäßen und Nerven zufolge durchaus dem Spritzlochsacke der Selachier, der Pseudobranchie der Teleostier entspricht. Und diese Aufgabe ist um so nachdrücklicher zu fassen, als gerade seitens JULIN's auf diese Beziehungen Bezug genommen worden ist, um meine Behauptungen zu widerlegen.

#### Die Branchialgefäße und die Pseudobranchialrinne.

JULIN hat erwachsene *Ammocoetes* in Längs- und Querschnitte zerlegt und daran zunächst den Verlauf der Branchialgefäße studirt. Er beschreibt dieselben l. c. pag. 281 ff. und vergleicht ihren Verlauf mit dem von mir in der VII. Studie beschriebenen Gefäßverlauf bei den Selachiern. Zwei Schlussfolgerungen werden gezogen; die zweite (pag. 286), welche ich zuerst erwähnen will, lautet:

»Les dispositions vasculaires réalisées dans l'appareil branchial de l'*Ammocoetes* correspondent bien, au fond, à celles qui se trouvent réalisées chez les Sélaciens, et les différences qui existent entre elles ne sont que tout-à-fait secondaires.«

Dieser Satz ist zu allgemein gefasst, um etwas Wesentliches zu unserer Aufklärung beitragen zu können, ja, man darf ihn unzutreffend nennen, denn die Unterschiede des Gefäßverlaufes zwischen Selachiern und Cyclostomen sind recht beträchtlicher Art. Freilich, so lange man die Homologie des Conus arteriosus, der Aorta und der Branchialarterien als die Hauptsache ansieht, kann man die einzelnen Abweichungen unter allen Umständen als secundär bezeichnen.

Indess schon die erste Schlussfolgerung giebt einen Beweis davon, wie leicht JULIN diese secundären Unterschiede nimmt. Sie lautet (pag. 255):

»Les rapports qu'affecte l'artère mandibulaire (artère thyroïdienne + artère spiraculaire de DOHRN) avec la fente hyomandibulaire, chez les Sélaciens, sont identiques à ceux que l'extrémité antérieure de chacune des artères branchiales primaires (artère branchiale secondaire de la première lame) affecte, chez l'*Ammocoetes*, avec la première fente branchiale. La seule différence qui existe, c'est que, chez les Sélaciens, l'artère mandibulaire et la veine hyoïdienne sont unies entre elles, d'après DOHRN, par une anastomose qui n'existe pas, chez l'*Ammocoetes* entre les vaisseaux correspondants.«

In dieser Schlussfolgerung ist die merkwürdige Gefäßverbindung der hinteren Hyoidvene der Selachier mit der Spritzlocharterie als eine Anastomose von verhältnismäßig geringfügiger Bedeutung behandelt, trotzdem die in dieser Verbindung liegenden Probleme nicht unwesentlich sind, wie sie denn auch schon in der XI. Studie dazu benutzt wurden, die Homologisirung der Pseudobranchie der Teleostier mit der Kiemendeckelkieme der Ganoiden resp. der Hyoidkieme der Selachier zu erweisen. Immerhin aber erwähnt JULIN doch diesen Unterschied.

Auf pag. 290 seiner Vorl. Mittheilung indess hat er ihn schon vergessen, oder aber für nichts erachtet, denn dort liest man:

»Les rapports de l'artère mandibulaire avec la fente hyomandibulaire chez les Sélaciens sont identiques à ceux que l'extrémité antérieure de l'artère branchiale primaire (artère branchiale de la première lame) affecte, chez l'*Ammocoetes*, avec la première fente branchiale. Ces deux vaisseaux sont donc homologues.«

Auch hier, wie bei den fehlerhaften Schlussfolgerungen über die

Gefäßverbindungen der Teleostierpseudobranchie, ist die Entwicklungsgeschichte nicht berücksichtigt worden — und darum ist das Resultat der anatomischen Untersuchung unzureichend und unrichtig, wie ich jetzt ausführlich darlegen werde, indem ich bestätige und erweitere, was ich schon früher (VIII. Studie pag. 50 und XII. Studie pag. 318) über ein Homologon der Spritzlocharterie bei *Ammocoetes* gesagt habe.

Es ist nämlich unzweifelhaft, dass in den frühesten Stadien der *Ammocoetes*-Entwicklung, bis zum 9. Tage nach dem Ausschlüpfen des jungen Thieres aus dem Chorion, aus dem vordersten Theile des bereits gespaltenen Conus arteriosus ein Gefäßbogen in die Höhe steigt, dessen Lumen anfänglich nicht nur eben so groß sondern noch größer als das der übrigen Kiemenarterienbögen ist. Dieser Gefäßbogen verläuft vor der vordersten, d. h. der Pseudobranchialausstülpung des Entoderms, zwischen ihr und der Hinterwand des Stomodaeums (Taf. 10 Fig. 4 *Spr. Art.*)

Prüfen wir aber den Thatbestand von dem 9. Tage an rückwärts, so ergibt sich das wichtige Resultat, dass die eigentlichen Arterienbögen alle später entstehen, als dieser vorderste, ja dass am 5. Tage nach dem Ausschlüpfen eben nur dieser vorderste Bogen das Blut aus dem Herzen durch Vermittelung des bereits dann doppelten Conus arteriosus zu der ebenfalls doppelten Aorta befördert. Es besteht zu dieser Zeit noch kein Arterienbogen, obschon die Kiemensäcke des Entoderms zur größeren Hälfte bereits deutlich angelegt sind und ein Lumen haben, freilich aber noch nicht mit dem Ectoderm verschmolzen sind. Es besteht dann ein doppeltes Längsgefäß, welches auf der Bauchseite des Entoderms, neben den verdickten Wülsten der späteren Thyreoiden nach vorn verläuft, ohne irgend einen Ausläufer rechts oder links in die Höhe zu senden: sogar zeigt sich schon eine sehr dünne eigne Wandung dieses doppelten Branchialarterienstammes, so dass man nicht mehr sagen kann, er sei rein lacunär. Diese beiden Gefäße gehen dann vor dem Ende des Entoderms nach oben, mit breitem Lumen, und in allmählich gerundetem Bogen, bewahren dabei die zarte Wandung, geben nach vorn gegen das in der Anlage befindliche Auge einen Lacunenstrom ab, wenden sich dann um und verlaufen, durch die Chorda von einander getrennt, nach rückwärts über der dorsalen Wandung des Branchialdarmes.

Erst am 6. Tage nach dem Ausschlüpfen bemerkt man in dem vorspringenden Winkel zwischen der Pseudobranchial- und der Hyoid-



tasche des Entoderms einen zweiten Verbindungsbogen (Taf. 10 Fig. 3 *Art. hyoid.*) zwischen dem doppelten Branchialarterienstamm und der doppelten Aorta, und nun erst treten nach einander von vorn nach hinten fortschreitend die übrigen Arterienbögen auf. Ihr Lumen ist von Anfang bedeutend kleiner, als das des vordersten, zuerst entstehenden Bogens, aber je mehr Arterienbögen in Thätigkeit treten, um so enger wird das Lumen eben dieses vordersten Bogens, und am 9. Tage, wie schon gesagt, verstreicht es gänzlich. Zugleich verschmelzen die beiden Aorten zu einem breiten Stamme, dessen Querschnitt aber noch deutlich seine ursprüngliche Zweitheil erkennen lässt.

Wem die Entwicklung der Branchialgefäße und der Aorta bei den Selachiern bekannt ist, der wird nicht zweifeln, dass er es mit denselben Gefäßen auch hier bei *Ammocoetes* zu thun hat; bei Selachiern aber verstreicht nicht das Lumen jenes vordersten Bogens: es bleibt vielmehr erhalten und stellt die Spritzlocharterie dar, die also eines der primitivsten Gefäße des Wirbelthierkörpers ist.

Was als die Ursache ihres frühzeitigen Verlöschens bei *Ammocoetes* anzunehmen ist, wird wohl noch lange streitig bleiben; dass es aber im Zusammenhange mit der Rückbildung der Pseudobranchialspalte und ihrer Umwandlung in die gleichnamige Wimperrinne steht, kann wohl kaum bezweifelt werden.

Es ergiebt sich hieraus nun aber zweifellos, dass die von JULIN beschriebene vorderste »Artère branchiale secondaire de la première lame« nicht der Spritzlocharterie der Selachier entspricht, sondern der Hyoidarterie — und somit fällt das eine Argument, auf das sich der Widerspruch des belgischen Forschers zu stützen vermeinte, zusammen.

Sehen wir nun, wie es sich mit dem zweiten Argument, der relativen Lagerung der Kopfnerven, namentlich des Facialis und Glossopharyngens, verhält; und ob die Angaben, die ich schon in der XII. Studie gemacht habe, sich gleichfalls bestätigen und erweitern lassen.

#### Der Facialis und die Pseudobranchialrinne.

Nach JULIN sendet das Ganglion des Facialis zwei von einander wohl unterschiedene Nerven aus: 1) den Ramus recurrens, der sich mit dem Lateralis verbindet, 2) den Ramus posterior, welcher sich zwischen der dorsalen und ventralen Leibesmusculation vor der ersten definitiven Kiemenspalte nach hinten biegt, an der inneren



Seite der Jugularvene verläuft und in der Nähe der ersten Kiemenpalte sich in zwei Äste spaltet, die Rami post- und praetrematici.

Der Ramus praetrematicus läuft entlang der inneren Fläche des Kiemenmuskels der ersten Kieme und endet in der Nähe der ersten äußeren Kiemenöffnung.

Der Ramus posttrematicus verläuft nach hinten und gelangt auf die untere Fläche des oberflächlichen Kiemenmuskels der zweiten Kiemenblatthereihe. JULIN fügt pag. 287 hinzu: »ce mode de distribution est en tous points identique à celui des branches terminales du rameau branchial du nerf facial chez les Sélaciens,« und schließt daraus weiter, dass die von den Ramis praetrematicus und posttrematicus eingeschlossene Kiemenpalte des *Ammocoetes* der Spritzlochpalte der Selachier homolog sei.

Auch hier hätte ihn die Untersuchung der Entwicklungsgeschichte eines Besseren belehren können.

Prüft man nämlich die Lagerung des Ganglions und der Äste des Facialis zu einer Zeit, wo noch die erste Entodermausstülpung besteht, wo auch noch das Homologon der Spritzlocharterie erhalten ist, wo also weder Reductionen noch Verschiebungen eingetreten sind, so ist das Ergebnis ein ganz anderes.

Das Ganglion facialis — ich spreche hier nur von dem Theil dieses Ganglions, welchen alle bisherigen Autoren für das ausschließlich diesem Nerven zugehörige Ganglion halten, — liegt dicht vor der Ohrblase (Taf. 10 Fig. 1—3 *G. fac.*), zwischen dem dorsalen und ventralen Theil der seitlichen Leibesmusculatur, die bekanntlich bei den Cyclostomen über den gesammten Kopf nach vorn vorwächst. In derselben Querebene liegt die vorderste Entodermausstülpung, d. h. die Pseudobranchialtasche, während die Hyoidtasche, d. h. die definitive erste Kiemenpalte des *Ammocoetes* zu dieser Zeit unter der hinteren Hälfte der Ohrblase sich findet, und zwischen beiden, mithin unter der vorderen Hälfte der Ohrblase, der Hyoidarterienbogen senkrecht in die Höhe steigt. Außen und dicht vor dem Hyoidarterienbogen verläuft nun der sog. Ramus posterior des Facialis, indem er von dem untersten Zipfel des Ganglion ein ganz klein wenig nach hinten abgeht. Er wird von außen bedeckt durch den ventralen Theil der oben erwähnten Urwirbelmusculatur, durchzieht eine kleine Strecke ungetheilt die noch in loser Anlagerung sich findenden, eben zu Muskelfasern sich umbildenden Zellen der zweiten Kopfhöhle und theilt sich im oberen Niveau der Hyoidpalte in zwei Äste. Der vordere Ast besteht ausschließlich aus Fasern ohne wahrnehmbare

Kerne und Nervenzellen, richtet sich etwas nach vorn und außen und mündet an den Ectodermzellen, welche seitlich von dem Stomodaeum sich finden, erscheint also rein sensibel. Der hintere Ast lässt einzelne Nervenzellen erkennen, scheint sich mit Muskelzellen zu verbinden und verläuft nach hinten, unter die Hyoidkiemenausstülpung (Taf. 11 Fig. 6 *Fac.*).

Der Ramus recurrens, der uns hier weniger interessirt und nur beiläufig erwähnt werden mag, verläuft direct nach hinten, neben der Ohrblase, etwas mehr nach innen vom Abgang des Ramus posterior. In dem Stadium, von welchem ich hier die Beschreibung gebe, ist sein Zusammenhang mit dem Lateralis noch nicht wahrzunehmen, wohl aber scheint er mit feinsten Ausläufern an besondere Zellen des Ectoderms sich zu begeben.

Aus diesen Daten geht nun hervor, dass der Ramus posterior des Facialis dicht vor der Hyoidarterie, somit also hinter der ersten, d. h. Pseudobranchialausstülpung des Entoderms verläuft. Wäre die letztere noch mit dem Ectoderm verbunden, erführe sie sogar noch den Durchbruch des Spritzloches, so würde es ganz unmöglich sein, aus der Lagerung des Facialis eine andere Deutung dieser Kiemensäcke zu entnehmen, als die von mir behauptete.

Aber es geht noch Weiteres aus dem beschriebenen Befunde hervor. Von einem Ramus praetrematicus kann überhaupt keine Rede sein, denn der vordere Zweig des Ramus posterior ist kein Ramus praetrematicus, sondern das Homologon des Ramus mandibularis externus der Selachier, welcher bei den letzteren die sog. Schleimcanäle des Unterkiefers innervirt und kürzlich, wie es scheint mit Recht, durch FRORIEP<sup>1</sup> mit der Chorda tympani homologisirt ist. Der charakteristische Umstand, dass dieser Zweig des Facialis bei Selachiern Seitenorgane innervirt, ohne dass er vorher, wie es als typisch gelten sollte, Ectodermzellen in sein Ganglion aufnahm, findet auch bei *Anmocoetes* statt, und sein Verlauf neben und zu-

<sup>1</sup> Über das Homologon der Chorda tympani bei niederen Wirbelthieren. in: *Anat. Anz.* 2. Bd. pag. 486 ff. 1887. Ich erlaube mir die Bemerkung zu diesem Aufsätze FRORIEP's, dass ich bereits in der XI. Studie (7. Bd. dieser Zeitschr.) pag. 145 Anm. diesen Facialisast als Argument gegen die Anschauung angeführt habe, dass Ectodermzellen in den Lauf der Kopfnerven aufgenommen werden. Eben so möchte ich auch darauf hinweisen, dass schon vor FRORIEP der gründlichste Kenner der Fischnerven, STANNIUS, diesen Ramus mandibularis als das morphologische Äquivalent der Chorda tympani angesprochen hat (vgl. STANNIUS, Handbuch d. Anat. d. Wirbelthiere 2. Aufl. pag. 161).

sammen mit dem eigentlichen Ramus hyoideus des Facialis, der so bezeichnend bei den Selachiern ist und sich bei *Ammocoetes* wiederfindet, ist auch noch darum interessant, weil er die Wahrscheinlichkeit vergrößert, dass auch die Pseudobranchialspalte des *Ammocoetes* einst nach außen durchbrach, und dass die untere Grenze dieser Durchbruchsstelle dicht über dem Verlaufe des Ramus mandibularis externus gelegen haben wird.

Ich habe nun versucht, mir darüber klar zu werden, was JULIN veranlasst hat, die Beschreibung des Verlaufes der beiden Nerven, d. h. des Ramus praetrematicus und posttrematicus in einer Weise zu geben, die ihm erstlich diese beiden Namen, dann aber auch die Schlussfolgerung möglich erscheinen ließ bezüglich der Homologie der ersten, definitiven Kiemenspalte des *Ammocoetes* mit dem Spritzloch der Selachier.

Ich habe *Ammocoetes* von verschiedener Größe in den drei üblichen Richtungen geschnitten und bin immer zu demselben Befunde gelangt, nämlich: der Verbreitungsbezirk des N. facialis (sensu strictiori) ist überall derselbe und ausschließlich im Bereich des Hyoidbogens gelegen — mit Ausnahme des Endverlaufes des bereits oben erwähnten Ramus mandibularis externus. Dieser verläuft anfänglich in einem Bündel mit dem Ramus hyoideus nach unten und außen und innerhalb der Musculatur des Hyoidbogens (Taf. 14 Fig. 12—14); dann aber tritt er — wenn der letztere sich von ihm trennt und quer durch die Muskelmasse an den hinteren inneren Rand, fast möchte ich sagen des Kiemendeckels, sich biegt, um dort unterhalb der kleinen äußeren Kiemöffnung in der Musculatur desselben zu enden — im Gegensatz hierzu aus der Musculatur des Hyoidbogens hervor, biegt sich in horizontaler Richtung und unter dem großen Schleimknorpel der Kiefergegend nach außen und verzweigt sich zwischen zahllosen Blut- oder Lymphlacunen in der Haut. Es ist in der That nicht leicht an erwachsenen *Ammocoetes* diesen Verlauf der Facialisäste zu constatiren; am besten eignen sich Horizontalschnitte dazu, man erkennt den Facialis inmitten der Hyoidmusculatur leicht, so lange der eigentliche Ramus hyoideus und der sehr viel stärkere Ramus mandibularis externus noch nicht geschieden sind: wenn sie sich hernach scheiden, findet man den Ramus mandibularis immer leicht, den Ramus hyoideus muss man aber in der Nachbarschaft der Hyoidarterie suchen, so wird man auch ihn auf den sämtlichen ventralwärts folgenden Schnitten, innen von der Hyoidmusculatur immer wieder auffinden können.

Immerhin scheint es mir schwierig, in diesem Ramus mandibularis externus den Ramus praetrematicus JULIN's wieder erkennen zu sollen, zumal der belgische Forscher ausdrücklich betont, dass er keine sensiblen Fasern am Facialis gefunden habe. Er sagt nämlich (l. c. pag. 286):

»C'est à FÜRBRINGER que nous devons la première description de ce rameau postérieur du facial. Ce savant nous dit, qu'il court, zwischen der dorsalen und ventralen Portion des Seitenrumpfmuskels unter die Haut, in dieser sich zwischen Auge und I. Kiemenloch verästelnd. Je ne veux nullement contester qu'il n'émane du rameau postérieur des branches nerveuses sensibles, qui vont se distribuer à la peau de cette région, bien que je n'aie pu les suivre avec certitude. Mais, ce qui a échappé à FÜRBRINGER et à tous ses prédécesseurs, c'est que ce rameau postérieur du facial constitue le nerf branchial, qui va fournir à la première fente branchiale.«

Der Widerspruch zwischen JULIN und FÜRBRINGER klärt sich, wie mir scheint, einfach und befriedigend auf: der Letztere hat den Ramus mandibularis externus als den eigentlichen Facialis betrachtet, während JULIN mit Recht den vom gemeinschaftlichen Stamm nach hinten sich abzweigenden Ramus hyoideus, oder wie er ihn nennt, Ramus praetrematicus, als den einen Hauptast des Facialis behandelt. Er hat darum auch richtig gehandelt, dass er keine sensiblen Zweige von demselben abgehen lässt, denn sonst würde es schlimm um die Homologie mit dem Ramus hyoideus der Selachier stehen: aber problematisch bleibt offenbar noch immer, woher JULIN seinen Ramus posttrematicus beschafft hat, den er sogar für den Hauptast des Facialis erklären muss, will er anders die behauptete Homologie mit den Selachiern durchführen. Freilich, der Ramus praetrematicus des Facialis der Selachier entspricht durchaus nicht dem von JULIN als Ramus praetrematicus angesehenen Nerven des *Ammocoetes*: bei den Selachiern ist dieser Nerv klein und vor allen Dingen kreuzt er das Spritzloch an seiner oberen Contour, nicht wie bei *Ammocoetes* an der unteren. Aber trotz der ziemlich mangelhaften Beschreibung und sehr schematischen Abbildung, die JULIN von diesen Nerven, wie sie ihm erschienen sind, giebt, ist es doch möglich, auch seinen Ramus posttrematicus zu finden. Es geht nämlich vom Ramus hyoideus, nahe an seinem Ursprung aus dem Ganglion, ein Zweig in nahezu horizontaler Richtung dicht unter dem Knorpel der Ohrblase in die hier weit nach rückwärts verschobene Musculatur des Hyoidbogens (Taf. 14 Fig. 11 x) hinein, kreuzt somit, da auch diese Musculatur



über die obere Seite der Kiemenspalte innen hinüber ragt, diese Kiemenspalte, also die eigentliche erste definitive Spalte, die mit der Hyoidspalte der Selächier homolog ist, verläuft aber ausschließlich in Muskelbezirken des Hyoidbogens. Dieser Ast des Ramus hyoideus, welcher nicht mit dem sehr viel stärkeren, höher, d. h. auf der äußeren oberen Grenze der Ohrblase gelegenen Ramus recurrens facialis zu verwechseln ist, da er unter der Ohrblase hinzieht, ist freilich eben so wenig ein Ramus posttrematicus, wie der oben beschriebene ein Ramus praetrematicus des Facialis sein kann — aber es scheint mir sehr wahrscheinlich, dass es dieser Ast ist, den JULIN gesehen und seiner Deutung zu Grunde gelegt hat.

Somit wäre nun auch das zweite Argument JULIN's beseitigt und auf Beobachtungsfehler zurückgeführt.

### Der Glossopharyngeus und Vagus.

JULIN behandelt weiterhin den N. glossopharyngeus und den N. vagus oder pneumogastricus, für die er in fast schematischer Weise dieselben Theilungen und Vertheilungen angiebt. Wie wenig genau er dabei verfahren ist, lässt sich z. B. aus dem folgenden Absatz entnehmen (l. e. pag. 259):

»Le pneumogastrique, chez l'*Ammocoetes* fournit dans toute son étendue, non pas six nerfs branchiaux, destinés aux six dernières fentes branchiales, ainsi que l'ont soutenu J. MÜLLER, BORN, SCHLEMM et D'ALTON et SCHNEIDER, mais cinq nerfs branchiaux destinés à l'innervation des cinq dernières fentes branchiales.«

Nun ist es aber leicht, auf einem gut gelungenen<sup>1</sup> Sagittalschnitt eines etwa 13 oder 14 Tage alten (d. h. nach dem Ausschlüpfen) *Ammocoetes* erst das Ganglion glossopharyngei und danach sechs deutliche und gleich große Ganglien des Pneumogastricus zu beobachten (Taf. 11 Fig. 7 *G.glos.* u. *Vag. I—VI*), deren jedes natürlich einen Branchialnerven absendet. Dieser Thatbestand lässt sich natürlich auch ohne bedeutende Schwierigkeit an erwachsenen *Ammocoetes* constatiren, aber an jüngsten Larven von 8—14 Tagen Alter ist es doppelt lehrreich, zu sehen, wie regelmäßig die Vertheilung von Nerv, Ganglion und Kiemenspalte sich darstellt.

So ist, um mit dem Glossopharyngeus anzufangen, nicht der geringste Zweifel möglich über den Umstand, dass derselbe dicht hinter der Hyoidspalte, also der ersten definitiven, d. h. nach außen offenen Spalte, nach unten zieht (Taf. 10 Fig. 1—4 *G.glos.*, Taf. 11 Fig. 6 *G.glos.*). Diese Spalte liegt bei so jungen *Ammocoetes*, wie



schon oben bemerkt ward, unter der hinteren Hälfte der Ohrblase. Bekanntlich grenzt das Ganglion glossopharyngei bei allen Vertebraten an die Hinterwand der knorpeligen Ohrkapsel: es ist darum auch selbstverständlich, dass der Nerv, welcher aus dem so gelegenen Ganglion herabwächst, die unter der Ohrblase gelegene Spalte vor sich lässt. Vor dem Glossopharyngeus liegt aber bei allen Vertrebraten die Hyoidspalte, nicht die Spritzlochspalte — folglich liegt auch hier wieder eine Verwechslung in der JULIN'schen Darstellung vor.

Ich habe mich gefragt, wie JULIN zu der Terminologie der Rami praetrematici und posttrematici auch bei den Nn. glossopharyngeus und pneumogastricus gekommen sein könne, und weiß mir keine andere Erklärung zu geben, als dass er gelegentlich die ventralen Spinalnerven für Kiemennerven genommen, oder aber wie beim Facialis einfache Zweige des Branchialastes für Homologa jener bei den Selachiern bekannten Nerven gehalten habe. Derlei Irrthümer sind in einer Streitschrift, wie die JULIN'sche, zwar schwer zu verstehen, aber sie sind ziemlich leicht zu machen, denn ich wiederhole, wer die Nerven bei Selachiern zu untersuchen gewohnt ist, wird sich sehr enttäuscht finden, wenn er die recht unbequemen Schnitte eines *Ammocoetes* zu untersuchen hat. Um so mehr aber ist bei der Untersuchung dieses letzteren die größte Vorsicht geboten.

Der N. glossopharyngeus eben so wie die sechs Äste des Vagus ziehen aus ihren Ganglien nach unten dicht vor und innen von den theils noch aus Embryonalzellen bestehenden, geraden knorpeligen Kiemenbögen — bei den jüngsten Stadien von 8—9 Tagen — oder aber sie sind etwas nach hinten gerichtet bei den Stadien, die etwas älter sind, liegen aber gleichfalls vor und innen von den nun schon gekrümmten Knorpelbögen. Diese Lagerung behalten sie auch in späteren Stadien, wo man sie am leichtesten auffindet, an der Innen-seite des betr. Knorpelbogens bei. Wenn mithin JULIN den Glossopharyngeus erst unter dem Knorpel des Hyoidbogens, danach unter dem des ersten wirklichen Branchialbogens, oder, wie ich ihn nenne, des Glossopharyngeusbogens und schließlich unter dem des ersten Vagusbogens wahrgenommen hat, so sind theils Verschiebungen theils Biegungen dieser Knorpel dabei im Spiele, theils aber auch Beobachtungsfehler. Zugehörig ist der N. glossopharyngeus von Hause aus nur dem Knorpelbogen des gleichnamigen Visceralbogens.

Ich glaube hiermit hinreichend ausführlich sämtliche Aufstellungen JULIN's in der ersten der oben citirten fünf Vorläufigen Mittheilungen widerlegt und die Rechtmäßigkeit meiner früheren

Angaben dargethan zu haben. Ich wende mich nun zu der zweiten Vorläufigen Mittheilung, betitelt »Quelle est la valeur morphologique du corps thyroïde des Vertébrés?«

## 2. Über die Thyreoidea des *Ammocoetes*.

Nach einer historischen Einleitung, in welcher die Forschungen und Anschauungen W. MÜLLER's, SCHNEIDER's, CALBERLA's, meine eigenen und die der Herren E. VAN BENEDEN und JULIN recapitulirt werden, sagt JULIN (l. c. pag. 296):

»Le corps thyroïde de l'*Ammocoetes* est-il, comme DOHRN le prétend, le produit de la transformation d'une paire de fentes branchiales, situées primitivement entre l'arc hyomandibulaire et l'arc hyoïdien, ou bien cette opinion est-elle inexacte? Telle est la question que je me suis proposé de résoudre par l'étude des dispositions nerveuses et vasculaires de l'organe.«

Und weiterhin, um die Aufgabe näher zu präcisiren, bemerkt der belgische Forscher: »Si cette hypothèse était fondée, le corps thyroïde devrait, selon toute probabilité: 1<sup>o</sup> n'être innervé que par une seule paire de nerfs, qui prendraient naissance et chemineraient entre le nerf facial et le glossopharyngien; 2<sup>o</sup> ne recevoir qu'une paire de branches artérielles, venant de l'artère branchiale primaire et prenant origine entre l'artère hyoïdienne et l'artère mandibulaire.«

JULIN citirt nun ausführlich, was ich betreffs der Vascularisation der Thyreoidea bei jüngsten Larven des *Ammocoetes* bereits in der VIII. Studie pag. 49 und 50 gesagt habe, und was darauf hinauskommt, dass je eine vorderste Arterie aus den beiden primären Ästen des Conus arteriosus hervorgeht, die erste Anlage der Thyreoidea umfasst, in der Mesodermfalte des späteren Velums in die Höhe steigt, um in die Aorta der betreffenden Seite einzumünden.

Dem entgegen behauptet JULIN (l. c. pag. 298):

»Or, d'après mes observations, il n'existe pas, ainsi que le soutient DOHRN, une seule paire d'artères thyroïdiennes, ce qui constituerait un argument dont DOHRN a compris toute la valeur, en faveur de son interpretation de la valeur morphologique du corps thyroïde; mais il existe, chez l'*Ammocoetes*, cinq paires d'artères thyroïdiennes disposées symétriquement; ce sont des branches des artères branchiales secondaires correspondant aux cinq premières lames branchiales.«

Den Verlauf dieser »cinq paires d'artères thyroïdiennes« beschreibt der Autor dann gleich darauf in folgender Weise:

»Chaque artère branchiale secondaire des cinq premières paires naît de la face inférieure et externe de l'artère branchiale primaire du même côté, et se dirige en dehors et en bas, le long de la moitié supérieure de la face externe du lobe latéral correspondant du corps thyroïde. Après un très court trajet, elle fournit une branche grêle, qui se dirige vers le bas, contourne la face externe du lobe latéral de l'organe thyroïdien, en passant entre lui et la pièce cartilagineuse longitudinale, qui unit les extrémités inférieures des arcs branchiaux: elle pénètre par le bas dans la cloison de tissu conjonctif, qui sépare entre eux le lobe latéral correspondant et le lobe médian de l'organe. Les cinq paires de fines branches artérielles fournies ainsi par les cinq paires antérieures d'artères branchiales secondaires constituent les artères thyroïdiennes.«

Eine etwas schematische Abbildung begleitet diese Darstellung.

Der bereits früher (VIII. Studie pag. 49 ff.) gegebenen Darstellung von der Bildung der Thyreoidea habe ich nichts hinzuzusetzen. Oben habe ich bereits geschildert, wie der Conus arteriosus, noch ehe irgend eine Andeutung der Arterienbögen zu bemerken ist, sich in zwei Äste theilt, zwischen denen später die Thyreoidea sich vom Branchialdarm absondert, und wie diese beiden Äste zwischen Stomodaeum und Entoderm nach oben ziehen, um in die beiden Aorten resp. Carotiden einzumünden. Erst allmählich, mit weiterer Ausbildung der Kiemensäcke, legen sich auch die den Conus arteriosus mit den Aorten verbindenden Arterienbögen an, und zwar geschieht das, wenn mich meine Wahrnehmungen nicht täuschen, durch Lacunenbildung gleichzeitig vom Rücken und vom Bauche her, also von der Aorta und vom Conus arteriosus. Auch ist deutlich zu bemerken, dass zuerst die Hyoidarterie entsteht, etwas später die Arterie des Glossopharyngeusbogens und so weiter nach hinten fortschreitend. Diese Lacunen liegen in den nach innen vorspringenden Theilen der Visceralbögen, fast dicht an den hier in einander übergehenden Entodermwandungen der jeden Bogen begrenzenden Kiemensäcke. Nur eine Schicht von Mesodermzellen trennt die Gefäßlumina von den Entodermzellen, und aus diesen Mesodermzellen bildet sich erst sporadisch und dann regelmäßig eine zarte Wandung der Gefäße. Die zelligen Elemente der späteren Muskeln und Knorpelbögen liegen außen von den Gefäßen.

Schon oben betonte ich, dass der ursprünglichste Arterienbogen, der zwischen Stomodaeum und Entoderm gelegene, allmählich sein Lumen verkleinert, wenn sich die hinteren Arterienbögen entwickeln.

Wenn er ganz zu schwinden beginnt, ist die Hyoidarterie zur stärksten der Reihe geworden, ihr Lumen übertrifft an Ausdehnung das der anderen, was auf Horizontalschnitten noch dadurch stärker hervortritt, dass die vorderen Gefäßbögen schräg getroffen werden, da durch die starke, nach hinten vordringende Entwicklung der unteren Partie des Stomodaeums der ganze ventrale Abschnitt des Entoderms, und damit auch die Thyreoidea, nach hinten gedrängt werden. Die schräge Anheftungslinie des Velum ist hiervon die beste Exposition. Ich mache ausdrücklich darauf aufmerksam, dass im Ganzen, die primitivsten vordersten Arterienbögen eingerechnet, neun Bögen existiren: die vorderste oder Spritzlocharterie, dann die Hyoidarterie, die vom Facialis begleitet wird, dann die Glossopharyngeusarterie und sechs von Vagusästen begleitete Arterien. Die letzte derselben liegt hinter der letzten Kiemenspalte, dicht am Eingange des Ösophagus, und erhält ihr Lumen erst, wenn der Embryo seit 11 Tagen ausgeschlüpft ist.

Aber schon am 9. Tage nach dem Ausschlüpfen bemerkt man zunächst im Glossopharyngeusbogen eine zweite Lumenbildung, zwischen dem Arterienbogen und der nach innen vorspringenden Spitze des Visceralbogens, innerhalb der hier liegenden allmählich vermehrten Mesodermzellen. Auch an den hinteren Visceralbögen macht sich nach und nach diese Differenzirung geltend, deren Resultat die Bildung der Branchialvenen ist. Es ist aber bemerkenswerth, dass diese Entwicklung zunächst an der dorsalen Hälfte der Visceralbögen Platz greift, während die ventrale noch einige Zeit nur Arterienbögen, keine Venenschleifen oder -Stämme erkennen lässt. Erst später sieht man auch an der ventralen Hälfte der Arterien die Schleifenbildung vor sich gehen, woraus dann auch die ventralen Hälften der Venenbögen entstehen.

Wem die Darstellung erinnerlich ist, die ich in der IV. Studie (diese Zeitschrift V. Bd. 1884) pag. 105 ff. von der Bildung der Branchialgefäße bei Selachiern gegeben habe, der wird nicht daran zweifeln, dass sich hier homologe Processe abspielen, mit dem Unterschiede, dass es sich bei den Selachiern um zwei Venenstämme, den vorderen und den hinteren handelt, entsprechend den doppelten, nach außen gerichteten Kiemensblättchenreihen, während *Ammocoetes* nur einen Venenstamm producirt, in den die Venenschleifen aus den beiden Reihen von nach innen gerückten Kiemensblättchen zusammenlaufen. Es bleibt der logischen Untersuchung vorbehalten, zu entscheiden, welcher der beiden Processe der primitivere sei, ob bei den Selachiern eine Spaltung des ursprünglich einfachen Venen-



stammes, oder aber bei *Ammocoetes* eine Verschmelzung der ursprünglich geschiedenen, jetzt mehr nach innen gerückten Venenstämme eingetreten sei. Diese Frage wird, wenn überhaupt, nur mit der fundamentalen Frage nach der phylogenetischen Stellung der Cyclostomen entschieden werden können. Ich lasse sie deshalb zunächst auf sich beruhen.

Wie ich oben pag. 245 bemerkte, fließen die Arterienbögen in den Aortenlängsstamm jeder Seite zusammen. Diese beiden Aorten verschmelzen aber schon sehr frühzeitig, noch ehe die Venenbögen sich ausbilden, so dass dann in der ganzen Länge des Kiemendarmes nur eine Aorta besteht. Allmählich erfolgt nun auch bei *Ammocoetes* derselbe Process, den ich bei den Selachiern beschrieben habe: die dorsalen Enden der Venenbögen vergrößern sich, die entsprechenden Partien der Arterienbögen werden durch successive Abgabe der Venenschleifen geringer an Lumen und schließlich verliert sich die Arterie in kleinen Gefäßchen, während der Venenbogen den gesammten Blutstrom jedes Visceralbogens in die Aorta befördert. So ist es auf der dorsalen Hälfte des Branchialapparates.

Auf der ventralen Seite bilden sich, wie oben gesagt, etwas später die Venenschleifen aus: sie bilden auch ihrerseits Stämme, die den Blutstrom indess nicht aortenwärts befördern, vielmehr zu jenen ventralen Verlängerungen der Kiemenvenen leiten, welche durch HYRTL und JOH. MÜLLER zuerst bei Fischen so genau beschrieben sind, deren bekannteste die spätere Arteria coronaria cordis ist, die aber auch bei der Bildung des Lungenkreislaufes eine Rolle spielen und deren eine, auch bei Selachiern und anderen Fischen, Blut an die Thyreoidea befördert. Zumeist bilden diese ventralen Verlängerungen der Kiemenvenen Anastomosen unter einander, die dann gelegentlich wie Längsstämme neben dem Conus arteriosus verlaufen, was besonders deutlich bei Teleostiern sich findet und die Untersuchung des Branchialkreislaufes oft in der empfindlichsten und zu Täuschungen Anlass bietenden Weise erschwert.

Einer solchen Täuschung scheint auch JULIN zum Opfer gefallen zu sein, als er die oben citirte Beschreibung der vermeintlichen Thyreoidealgefäße gab. Dieser Beschreibung zufolge sollen die fünf vorderen Arterienbögen (wobei zu bemerken, dass der eigentliche Hyoidarterienbogen als der vorderste, von JULIN der Spritzlocharterie homolog erachtete gilt!) »après un très court trajet fournir une branche grêle, qui se dirige vers le bas — — elle pénètre dans la cloison de tissu conjonctif, qui sépare entre eux le lobe latéral correspondant



et le lobe médian du corps thyroïde. Les cinq paires de fines branches artérielles fournies ainsi par les cinq paires antérieures d'artères branchiales secondaires constituent les artères thyroïdiennes.»

An diese Beschreibung knüpft JULIN dann noch die Bemerkung: »de ces artères thyroïdiennes, DOHRN n'a connu que la première paire, celle qui est fournie par les deux branches terminales droite et gauche de l'artère branchiale primaire, et il a même confondu la branche thyroïdienne avec l'extrémité de l'artère branchiale primaire, qui la fournit.«

Ich bedauere, bemerken zu müssen, dass ich auch nicht einmal die erste dieser Thyreoidealarterien kenne, sie also auch nicht mit dem Ende des Conus arteriosus verwechselt haben kann, wie JULIN glaubt. Und der Grund meiner Unkenntnis ist sehr einfach. Diese Thyreoidealarterien existiren nicht nur überhaupt nicht — sie können auch gar nicht existiren. Denn gäbe es Zweige, die sich aus dem unteren Laufe der Arterienbögen, wo sie den in zwei Äste gespaltenen Conus arteriosus verlassen, an die Thyreoidea begäben, um sie mit Blut zu versorgen, so würden sie venöses Blut enthalten; dann müsste die Thyreoidea gerade erst recht einer Kieme entsprechen und das Blut, das ihr aus den vermeintlichen fünf Arterien zuströmt, oxydiren. Dies ist nicht gerade wahrscheinlich; denn selbst auf dem Boden der von mir geäußerten Hypothese, dass die Thyreoidea einer früheren Kiemenspalte ihren Ursprung verdankt — mag nun diese Hypothese begründet oder unbegründet sein — könnte sie jetzt nicht mehr Blut oxydiren, da sie keinen directen Verkehr mit dem umgebenden Medium, dem Wasser, hat. So ist eben auch bei den Fischen eine jener ventralen Verlängerungen der Kiemenvenen zur Arterie der Thyreoidea geworden und überliefert ihr Blut, das bereits in den Kiemenblättchen des entsprechenden Kiemenbogens geathmet hat.

In der That aber erhält die Thyreoidea des *Ammocoetes* ihr Blut auf ganz anderem Wege.

Wie wiederholt bemerkt, liegt die Mündung der Thyreoidea bei *Ammocoetes* zwischen dem dritten und vierten Kiemenbogen, d. h. also zwischen dem ersten und zweiten Vagusbogen (Taf. 11 Fig. 4, 5 *Thyr.*). Der Canal aber, welcher von der Mündung in die vier Lappen der Thyreoidea führt, ist schräg von vorn nach hinten gerichtet, so dass seine Mündung in den Branchialdarm weiter nach vorn gefunden wird, als seine Öffnung in die Thyreoidea. Hinter der Mündung in den Branchialdarm zweigt sich nun jederseits, nahe der

Mittellinie aus dem untersten Ende der Kiemenvene des vierten Bogens, also des zweiten Vagusbogens, ein feines Gefäß ab und steigt in den Zwischenraum hinab, welcher von den Drüsenlamellen (vgl. VIII. Studie pag. 51 ff.) gebildet wird (Taf. 11 Fig. 1—4 *Art.thyr.*). Dieser Zwischenraum besteht aus einem sparsamen Gerüst von Bindegewebsfasern mit großen Lymphräumen, in denen sich — wie überall auch in den Innenräumen der Branchialbögen — zahlreiche Blutkörperchen befinden. Dort angekommen spaltet sich dasselbe in einen längeren vorderen Zweig und einen kürzeren hinteren. Der erstere verläuft in horizontaler Richtung bis an das vorderste Ende der Thyreoidea, wo die Drüsenlamellen nach oben umbiegen, bevor sie endigen. Auch die Arterie biegt etwas um, und verliert sich in kleinen Zweigchen. Zuvor aber giebt sie an die Drüsenlamelle 6—8 Äste ab, die scheinbar in regelmäßigen Intervallen vom horizontalen Stamme der Arterie nach unten und außen sich abzweigen. Indessen stehen die äußersten Zweige weiter von einander ab, als die der Mündung der Thyreoidea näheren, sind aber auch deutlicher zu erkennen.

Der hintere Zweig dieser Thyreoidea-Arterie ist eben so lang, wie der vordere, aber da das hintere Ende der Drüse selbst kürzer ist, weil es spiralg nach oben gedreht ist, so scheint auch die Arterie, welche diese Spiraldrehung mitmacht, kürzer. Auch von diesem Zweige gehen kleinere Arterien an die Drüsenlamelle ab, und ihr äußerstes Ende, in der zweiten Spiraldrehung, löst sich gleichfalls in einige Eндarterien auf.

Anderc, als diese Thyreoidealarterie giebt es nicht.

Wenn JULIN behauptet, er habe aus den Arterienbögen der fünf ersten Visceralbögen Äste nach unten abgehen sehen, welche zwischen der Thyreoidea und dem unteren Längsknorpel gelegen seien, und von da fünf Zweige zwischen die mittleren und die beiden seitlichen Lappen der Thyreoidea entsendeten, so ist dem gegenüber zu sagen, dass 1) solche Äste nicht existiren, 2) das Längsgefäß zwischen Thyreoidea und ventralem Längsknorpel nach vorn in die Zungenarterie sich ergießt (Taf. 11 Fig. 1—5 *Ven.l.*) und 3) ein Eindringen von Ästen aus diesem Längsgefäß zwischen den mittleren und die seitlichen Lappen der Thyreoidea nicht stattfindet und auch unmöglich wäre, weil zwischen der Drüsenlamelle und der äußeren Decklamelle ein Hohlraum besteht, in den überhaupt kein Blutgefäß, ja nicht einmal ein Blutkörperchen gelangt, die kurze Strecke aber, wo wirklich die Drüsenlamellen des mittleren und der seitlichen Lappen

das Mesoderm der äußeren Umgebung berühren, blutlos ist, und weil schließlich die äußere, die ganze Thyreoidea einschließende Decklamelle kein Gefäß empfängt und keines durchlässt. Wie JULIN zu seinen Angaben gelangt ist, vermag ich nicht zu sagen.

Wenn nun auch hiermit erwiesen ist, dass der auf die Vascularisation gestützte Gegenbeweis meine Hypothese über die phylogenetische Natur der Thyreoidea nicht trifft, so bliebe doch noch übrig, den auf die Nerven gestützten Beweis zu untersuchen.

Ich muss indessen bekennen, dass ich nicht im Stande gewesen bin, irgend welche Nerven zu entdecken, die den Angaben entsprechen, welche JULIN davon macht. Ich muss desshalb auch seine sehr unbestimmt gehaltenen Angaben pag. 299: »ce rameau [interne du rameau postérieur ou branchial du glossopharyngien] . . . . »arrive ainsi sur le côté de la chorde dorsale; là il pénètre dans la cloison formée par l'union des parties supérieures des bords internes des deux lames hyoïdiennes droite et gauche et, arrivé dans cette cloison, il se divise en deux filets: l'un, externe, qui va se perdre dans le bord interne de la lame hyoïdienne, et l'autre, interne, qui va fournir au corps thyroïde, en pénétrant dans la charpente de tissu conjonctif du lobe latéral de cet organe: c'est le premier nerf thyroïdien« auf sich beruhen lassen, eben so wie die Angabe, die Vagusäste »se comportent absolument de la même manière«. Was unter der »charpente de tissu conjonctif du lobe latéral« der Thyreoidea eigentlich verstanden wird, vermag ich trotz den zahllosen Schnitten durch die Thyreoidea, die vor mir liegen, nicht zu deuten, eben so wenig vermag ich zu übersehen, wie die betreffenden Nerven aus der Nachbarschaft der Chorda dorsalis ohne Weiteres in die »charpente de tissu conjonctif« der Thyreoidea gelangen können. Es wäre wünschenswerth gewesen, über ihren Verlauf durch den ganzen Visceralbogen etwas zu erfahren, um ermessen zu können, wie und wo diese Nerven in der Thyreoidea endigen sollen.

Wenn JULIN, gestützt auf die angeführten Behauptungen, also sagt: »Les dispositions des nerfs thyroïdiens et des artères thyroïdiennes, chez l'*Ammocoetes*, me paraissent complètement en désaccord avec l'hypothèse de DOHRN sur la valeur morphologique du corps thyroïde«, so könnte ich sehr beruhigt über das weitere Schicksal dieser Hypothese sein. Ich bin aber selbst durchaus nicht so dogmatisch, um meine Hypothese für unfehlbar zu erachten, und würde, wie ich schon in der XII. Studie pag. 322 und 323 aussprach, sie aufgeben, wenn sie in anderer Weise ad absurdum geführt würde.

Da mich aber die Darstellung der Pseudobranchial- und Thyreoidealgefäße einmal so weit gebracht hat, so will ich auch den Blutlaufsverhältnissen des *Ammocoetes*-Kopfes noch einige Aufmerksamkeit schenken und auch meinerseits über den Ursprung der Aorta und der Carotiden bei *Ammocoetes* im Anschluss an die fünfte Vorläufige Mittheilung JULIN's einige Angaben machen.

Ich habe schon auf pag. 245 ausgesprochen, dass die Aorta, wie bei den Embryonen aller Wirbelthiere, so auch bei *Ammocoetes* ursprünglich doppelt angelegt wird. Sie verschmilzt indess rasch bei den meisten zu einem unpaaren medianen Gefäße, nur bei den Fischen bleibt sie in der Region des Kopfes doppelt, dort bildet sie den von HYRTL sogenannten *Circulus cephalicus*. Der Grund, der die Aorta doppelt sich anlegen lässt, ist die ursprüngliche Herkunft des subchordalen Stranges, der noch im Zusammenhange mit dem Darne steht, wenn bereits die Aortenlumina deutlich und in voller Länge rechts und links neben diesem subchordalen Strange zu erkennen sind. Den Process der Ablösung des letzteren vom Darne kann man sehr deutlich bei Selachierembryonen beobachten — er schreitet von hinten nach vorn vor, und gleichzeitig damit geht auch die Verschmelzung der Aorten vor sich. Da bei *Ammocoetes* ebenfalls der subchordale Strang angelegt wird, so erscheint es, ganz abgesehen von der direct zu machenden Beobachtung, selbstverständlich, dass auch die Aorten, wie bei allen Vertebraten doppelt angelegt werden.

Der Unterschied aber, der zwischen *Ammocoetes* und den eigentlichen Fischen gefunden wird, besteht in dem Mangel des *Circulus cephalicus* bei dem ersteren. Der *Circulus cephalicus* bedeutet aber keineswegs, dass die Aorta über den vordersten Branchialabschnitten fehle und erst anfangs, wo die beiden hinteren Schenkel desselben zusammenfließen. Vielmehr bedeutet er nur, dass die Aorten über den vordersten Branchialabschnitten nicht verschmolzen, sondern vielmehr weit aus einander gewichen seien. Es ist eine irrthümliche Auffassung, wenn JULIN in seiner fünften Vorl. Mittheilung über den Ursprung der Aorta und der Carotiden pag. 237 sagt: »Ce qui distingue en réalité la disposition des origines de l'aorte chez les Cyclostomes d'avec celle réalisée chez la plupart des autres poissons, c'est que chez les premiers, l'aorte est unique et médiane dans toute son étendue, tandis que chez les autres poissons elle n'est généralement unique que dans la partie postérieure de la région branchiale,



les veines branchiales antérieures d'un même côté s'unissant entre elles, et les deux troncs ainsi formés ne s'unissant pour constituer une aorte unique, que dans la partie postérieure de la cavité branchiale.« Die Entwicklungsgeschichte der Selachier beweist vielmehr sehr deutlich, dass die ganze Circumferenz des Circulus cephalicus nichts Anderes ist, als die beiden ursprünglichen und vor aller Ausbildung der Branchialarterien und -Venen angelegten Aorten — und dass von einer ohne Vermittelung dieser Aorten vor sich gehenden Verbindung der Branchialgefäße unter sich keine Rede sein kann. Ein wesentlicher Unterschied zwischen den bei *Ammocoetes* und bei den Selachiern bestehenden Verhältnissen ist also nur in der frühen Vereinigung auch der vordersten Abschnitte der Aorta des ersteren zu erkennen: ob diese Vereinigung etwas Primitiveres darstelle als das Auseinanderweichen, ist an sich nicht zu sagen, und kann nur aus der Gesamtgeschichte des Organismus beurtheilt werden. JULIN'S Ansicht »la disposition des vaisseaux branchiaux, artères et veines, telle qu'elle se trouve réalisée chez l'*Ammocoetes*, me paraît être la disposition primitive«, ist eine willkürliche Auffassung und wird durch kein entscheidendes Argument unterstützt.

Ganz im Gegentheil haben wir schon Verhältnisse kennen gelernt, die einen ziemlich abgeleiteten Charakter der Carotidenbildung bei *Ammocoetes* kennzeichnen. Das ist die Obliteration der Spritzlocharterie. Die Spritzlocharterie resp. -Vene würde, wäre sie erhalten geblieben, vor der Hyoidvene sich in den Kopfkreislauf ergossen haben, und vor der Chordaspitze, zur Seite der Gaumenleisten. Sie würde das Choroidealgefäß gebildet haben und aus ihrem Anfange würde sich die Arteria mandibularis oder circularis oris abzweigeln haben. Von dem Choroidealgefäß, also dem Homologon der Arteria ophthalmica magna, kann ich aber in jüngeren Stadien nur Andeutungen gewahren und bin sehr zurückhaltend, wenn ich es aus den neben der Chordaspitze verlaufenden Carotiden ableite — einen deutlichen Zusammenhang konnte ich nicht wahrnehmen, eben so wenig, wie ich den Verlauf dieses mehr einem Blutraum, als einem Gefäße ähnlichen Gebilde genau angeben kann. Und diese Schwierigkeiten der Beobachtung steigern sich bei weiter entwickelten, etwa halberwachsenen Stadien. Es wird der sorgfältigsten Conservirung und Präparation und eines überaus eingehenden Studiums bedürfen, um über die Blutlaufverhältnisse des Kopfes von *Ammocoetes* ins Klare zu kommen, und ehe das nicht geschehen, ist es nutzlos, ja völlig illusorisch, von primitiveren oder abgeleiteteren Zuständen zu

reden. Von dem Linsengefäße, welches der Arteria centralis retinae der höheren Vertebraten homolog ist, und bei Selachiern so überaus früh entsteht und einen so merkwürdigen Verlauf hat, ist gleichfalls bei *Ammocoetes* nichts zu erkennen: liegt es nicht nahe, zu vermuthen, dass bei der insgesamt gehemmten Bildung des Sehorgans auch diese Blutgefäße eine Hemmung, event. eine vollständige Rückbildung erlitten haben<sup>1</sup>?

Betrachtet man dann auch den venösen Theil des Kreislaufes, so wird man auf die Vermuthung geführt, dass man auch in der gesammten Vascularisation eine Vermischung theils typischer, theils primitiver, aber zugleich auch reducirter Verhältnisse vor sich habe und dass eine strenge Gliederung in arterielle und venöse Blutbahnen bei *Ammocoetes* nicht stattfindet. Ob man dabei von Lymphräumen reden will, wie es SCHNEIDER thut, macht die Sache nicht klarer oder verständlicher; so lange man sich nicht Rechenschaft von den Zusammenhängen dieser sämtlichen Blutbahnen geben kann, hat die Vermuthung allzuviel Spielraum.

Ich gedenke auf diese Fragen später näher einzugehen, sobald ich erst eine weitere nahezu vollendete Studie über die Carotiden und Vertebrales der Selachier zu Ende geführt habe. Ohne eine solche Grundlage wird man zu keinem klaren Verständnis der phylogenetischen Beziehungen der Kreislaufverhältnisse der Cyclostomen gelangen.

Ich wende mich nun zu den beiden noch übrigen von JULIN behandelten Themata.

### 3. Nervus lateralis.

Schon in der XII. Studie pag. 334 habe ich einige Angaben über die Entstehung und Bedeutung des N. lateralis gemacht. Damals hatte ich nur die irrige Angabe SHIPLEY's zu corrigiren, dass ein N. lateralis den ältesten Larven des *Ammocoetes* fehlte, die er Gelegenheit gehabt zu untersuchen. Ich habe dann weiter der Be-

<sup>1</sup> Auch bezüglich der JULIN'schen Angaben über den Ursprung der Carotis externa will ich eine weitere Ungenauigkeit des belgischen Autors berichtigen. Er lässt dieselbe aus drei Kiemenvenen sich zusammensetzen, nämlich aus dem Zusammenfluss der vierten, dritten und zweiten Kiemenvene; dies ist nicht richtig: die vierte nimmt keinen Antheil an der Blutversorgung der Carotis externa; ihre ventrale Verlängerung ist vielmehr die oben beschriebene A. thyreoidea (Taf. 11 Fig. 4 und 5 *Car.ext.*). Die Carotis externa aber empfängt außer den ventralen Verlängerungen der dritten und zweiten Kiemenvene auch noch das Längsgefäß, welches beiderseits neben der Thyreoidea verläuft.

hauptung RANSOM und THOMPSON'S [widersprochen, dass der Lateralis des *Ammocoetes* von der Commissur abzuleiten wäre, welche die Wurzeln der Spinalnerven von Anfang an verbindet, aber weitere Einzelheiten über Entwicklung und Verlauf, vor Allen über die Beziehungen des Lateralis zu anderen Nerven habe ich an jener Stelle nicht gemacht.

Durch das Interesse an der Sache selbst, vor allen Dingen aber durch die so positiv vorgetragenen Angaben JULIN'S veranlasst, will ich jetzt ausführlicher darauf eingehen.

Schon bei Larven, die erst seit fünf Tagen ausgekrochen sind, nimmt man das große Ganglion des Lateralis, hinter und über der Ohrblase, deutlich wahr (Taf. 10 Fig. 4 *G.lateral.*). Aber es ist um diese Zeit noch so gut wie unmöglich, etwas Näheres davon zu berichten, da alle Zellen der Larve so sehr mit Dotterplättchen angefüllt sind und sich alle so gleich sehen, dass weder über etwaige Faserbildung des Lateralis noch über seine Wurzeln das Geringste zu melden ist. Aber schon 24 Stunden später lassen sich sehr interessante Angaben über Lage und Ursprung des Ganglions sowohl wie seiner Wurzelfasern gewinnen. Führt man den Horizontalschnitt derartig, dass eine möglichst große Partie des Medullarrohres davon getroffen wird, und prüft nun die Schnitte von der dorsalen Seite her, so gewahrt man zunächst neben den beiden Hälften der Medulla das quer geschnittene Einstülpungsrohr der Ohrblase. Dieselbe ist auf einer Reihe von Schnitten die einzige differenzirte Bildung neben dem Medullarrohre, der Haut und dazwischen liegenden Mesodermelementen. Dann folgt als erste weitere Differenzirung ein kleiner, faseriger Vorsprung zu beiden Seiten der Medulla, etwa eine Ursegmentlänge hinter der Ohrblaseneinstülpung. Diese beiden Vorsprünge sind die Wurzeln des Lateralisganglions, das unmittelbar darunter auf dem nächsten Schnitt an seiner basalen Hälfte beginnt, und sich als Ganglion wohl über zwei Segmentgrenzen nach hinten erstreckt, eine Segmentlänge tief und an seiner breitesten Stelle eine halbe Segmentlänge breit ist. Es liegt mit seiner flachen Innenseite dem Medullarrohr dicht an, mit seiner gerundeten Außenwand grenzt es beinahe an die Haut. Zwischen der Ohreinstülpung und dem Lateralisganglion findet man schon in diesem Stadium ein mit deutlichen, wenn auch sehr feinen Wandungen ausgestattetes Gefäß, den absteigenden Venenstamm, der die späteren oberen und unteren Jugularisstämme verbindet. Die Lage dieser großen Vene ist darum von Interesse, weil sie eine vortreffliche Bestimmung über die topogra-

plischen Beziehungen der Wurzeln des Lateralis und derjenigen des Vagus und Glossopharyngeus in ihren ersten Anlagen erlaubt. Die Wurzeln dieser beiden Nerven oder Nervengruppen liegen nämlich nicht nur bedeutend tiefer, ventralwärts, als die des Lateralis, sondern auch mehr nach vorn, fast vor der Vene. Es folgt daraus, dass die Wurzeln des Lateralis von Anfang an nichts mit dem Vagus und Glossopharyngeus zu schaffen haben und dass noch viel weniger daran gedacht werden kann, ihn gar aus Elementen des Ramus recurrens des Facialis herleiten zu wollen, da der Ramus recurrens um diese Zeit noch gar nicht besteht.

In dem eben beschriebenen Stadium kann man auch schon aus dem hinteren zugespitzten Ende des Lateralisganglions an seiner unteren Peripherie Fasern hervorgehen sehen, welche sich nach innen von den Muskeln zweier Segmente noch erkennen lassen. Das Ganglion des Glossopharyngeus ist um diese Zeit als ein beträchtlicher Körper, der aber nicht ein Drittel des Umfanges des Lateralisganglions hat, dicht hinter der Ohrblase zu erkennen, seine Fasern beginnen innerhalb der Muskelzellen hinter dem Hyoidkiemensack herabzusteigen. Der Vagus dagegen verlässt hinter dem Glossopharyngeus das Medullarrohr und geht unter der Musculatur der Körpersegmente als ein langer aus Ganglienzellen bestehender Strang, der über den einzelnen Kiemensepten etwas verdickt erscheint.

Der Faserverlauf des Lateralis ist an seiner basalen Partie schräg von unten nach oben gerichtet, so dass der Nerv bei seinem weiteren Vorschreiten nach hinten sehr bald auf der Höhe der dorsalen Spitzen der Myotome anlangt, wo er bis auf Weiteres verbleibt und immer weiter nach hinten wächst (Taf. 12 Fig. 1 *Lat.*). Es würde schwer zu entscheiden sein, ob auf der ganzen Länge des Nerven jemals eine Verschmelzung mit dem Ectoderm oder gar eine Ablösung vom Ectoderm stattfindet. Wer die Entwicklung des Lateralis bei Selachiern beobachtet hat, wird bei *Ammocoetes* einen wesentlich verschiedenen Thatbestand bemerken. Die nach hinten vorschreitende Verdickung des Ectoderms bei den Selachiern hat keine Parallele bei *Ammocoetes*, eben so wenig oder noch weniger die taschenförmige Einstülpung, mittels deren bei den Selachiern das weitere Wachstum des Seitennerven scheinbar unter der äußeren Haut vor sich geht, die nachher platzt und den Seitencanal frei lässt (vgl. VAN WJHE, Über die Mesodermsegmente und die Entwicklung der Nerven des Selachierkopfes pag. 34 und BEARD, Branchial Sense Organs etc. in: Q. Journ. Micr. Sc. (2) Vol. 26 pag. 111). Bei diesem merkwürdigen



Entwicklungsmodus der Selachier kann die Frage aufgeworfen werden, ob nicht die Nervenfasern des Lateralis umgewandelte Ectodermzellen seien. Bei *Ammocoetes* ist das wenigstens nicht nahelegend, und vergleicht man die Kerne, welche, wenn auch ziemlich häufig, so doch nur vereinzelt oder in Gruppen von 2—3 im Laufe des Nerven vorkommen, mit den Kernen der Ectodermzellen, so sehen sie sich nicht gleich. Erstere sind länglich, letztere rund. An sich wäre das nun freilich noch nicht entscheidend, um die Herkunft der einen von den anderen abzulehnen, aber blickt man den hinteren Lauf des Nerven an, wie er unter dem Ectoderm, demselben dicht angelagert, dahin zieht, so macht es mehr den Eindruck einer Anlagerung, nicht einer Abspaltung. Immerhin aber mag die Frage nach der Herkunft der Elemente, die das Material des Lateralis bilden, unentschieden bleiben — es ist mir indess viel wahrscheinlicher, dass es sich um ein allmählich fortschreitendes Wachsthum der Fasern handelt, als dass umgewandelte Ectodermzellen den Stoff für die zunehmende Länge des Nerven hergeben.

Es ist überdies nicht leicht zu entscheiden, ob die im Laufe des Lateralis sich findenden Kerne den Nervenfasern als solchen, oder der allmählich sich bildenden Scheide, resp. beiden angehören. Dies zu entscheiden würde histologische Studien erfordern, die ich an anderer Stelle zu publiciren gedenke. Möge es hier genügen, in großen Umrissen die sehr frühzeitige Anlage und das rasche bis ans Ende des Körpers fortschreitende Wachsthum des Lateralis festgestellt, auch seine ursprüngliche, von der späteren so sehr verschiedene Lagerung betont zu haben.

Auf dem Querschnitt erscheint der Lateralis gleich nach dem Aufhören seines Ganglions als ein blasser Cylinder, in welchem eine punktförmige Substanz zu unterscheiden ist, mit verschiedenen, seiner Peripherie angelagerten Kernen und gelegentlichen Dotterplättchen, die gleichfalls außen lagern. Die Kerne sind gewöhnlich zu einem, manchmal zu mehreren, dem immer gleich blassen Cylinder angelagert (Taf. 12 Fig. 2, 3, 6—8 *Lat.*), mitunter in halbmondförmigem Querschnitt, mitunter auch als vollkommen runde Scheiben, seltener nur liegen sie, als auf dem Durchschnitt elliptische Körper, in der Masse des Cylinders. An seiner Basis, da wo er aus dem Ganglion hervortritt, liegt der Nerv zwischen dem Medullarrohr und dem schmaleren oberen Theil der Myotome, erst allmählich rückt er nach oben bis an die obere Grenze der Myotome, deren dort gelegene Zellen noch keine Umwandlung zu Muskeln vorgenommen haben.

Dabei liegt er mitunter in einer Art Aushöhlung der inneren Fläche des Myotomes. Längere Zeit kann man dann den Lateralis auf der Spitze der Myotome liegen sehen, bis er immer weiter analwärts dicht an die innere Contour des Ectoderms rückt und dort schließlich zwischen die Ectodermzellen sich lagert. Es braucht kaum ausdrücklich betont zu werden, dass der Lateralis immer beträchtlich dorsal von den Spinalganglien liegt. In einem Exemplar, das erst seit neun Tagen ausgeschlüpft war, vermochte ich den Lateralis nicht weiter als bis an das letzte Dritttheil der Körperlänge zu verfolgen, weder auf Quer- noch auf Längsschnitten. Wahrscheinlich ist er in diesem Stadium noch nicht weiter nach hinten fortgerückt und steckt mit seinem Ende im Ectoderm, was um so wahrscheinlicher ist, als er 24 Stunden früher kaum bis auf die Hälfte der Körperlänge deutlich zu erkennen ist, dagegen 24 Stunden später schon im letzten Fünftel des Körpers innerhalb des Ectoderms gefunden wird. Querschnitte von  $5 \mu$  Dicke geben darüber ziemlich zuverlässigen Anschluss. Am elften Tage nach dem Ausschlüpfen findet man schon Spuren des Lateralis auf der Höhe des Afters, also im letzten Achtel des Körpers. Bei späteren Stadien erkennt man den Nerven auch sehr gut hinter dem After, bis ans letzte Ende der Myotome.

Es ist nun sehr bemerkenswerth, dass in ziemlich regelmäßigen Intervallen die Ectodermzellen, unter denen oder innerhalb deren der Lateralis sich findet, höher und dichter gestellt sind, als die benachbarten Partien des Ectoderms. Das begreift etwa 5—7 Zellen, die solchen Eindruck machen. Ja, auf nur wenig späteren Stadien sieht man an derselben Stelle, wo anfänglich diese continuirlich verdickte Serie der Ectodermzellen liegt, in unregelmäßigen Intervallen Gruppen dichter gestellter, nach außen convergirender Zellen, die auch etwas dunkler gefärbt erscheinen. Es kommen solcher Stellen aber auch weiter nach dem Bauche, außen von den Myotomen vor: und es ist wohl sehr wahrscheinlich, dass sie mit der Bildung der zuerst von LANGERHANS nachgewiesenen Grübchen der sog. Seitenorgane zusammenhängen, ein Umstand, den wir nachher noch näher besprechen werden.

Es ist nun von beträchtlichem Interesse auf so frühen Stadien, wie die hier behandelten, das Verhalten der Spinalnerven zum Lateralis zu beobachten. Ich betonte schon vorher, dass der Lateralis durchgehends dorsal von den Spinalganglien liegt. Sobald nun die Spinalnerven als solche sich zu entwickeln beginnen — also zu der-

selben Zeit, wo der Lateralis sich von der Epidermis resp. dem Ectoderm zu entfernen beginnt — wächst der dorsale Ast aus der oberen Peripherie der Spinalganglien in die Höhe und drängt sich zwischen den Lateralis und das anliegende Myotom. Da aber hier eigentlich gar kein Zwischenraum gefunden wird, so kann dieser Ast gar nicht umhin, sich dem Lateralis dicht anzuschmiegen (Taf. 12 Fig. 9, 10). Von einer Verbindung resp. Verschmelzung der beiden Nerven ist indessen keine Spur zu erkennen — wohl aber kann man gelegentlich beobachten, dass der dorsale Ast des Spinalnerven das Myotom auf einer der schrägen Septumlinien durchsetzt und sich an die Haut begiebt. Eben so verhält es sich mit den dorsalen Ästen der ventralen, motorischen Spinalnerven, deren Wurzeln bei jungen Larven sehr viel schmaler sind, als später, die auch anfänglich sehr viel schmalere Äste erzeugen und im ganzen Volum wesentlich geringer erscheinen, als die sensiblen, dorsalen Spinalnerven — ein Verhältnis, das sich im Laufe der Entwicklung bekanntlich umdreht.

Bei der weiteren Entwicklung des Lateralis verkleinert sich nun das Ganglion merklich, sei es, dass es relativ geringer erscheint, sei es, dass es seine Zellen zum Wachsthum des Nerven abgiebt. Der Nerv selbst aber wird immer stärker, seine zahlreichen Fasern sind mit einem Netz von Bindegewebelementen durchzogen.

Über die Beziehungen des Lateralis am erwachsenen *Ammocoetes* haben wir nun zwar eine Reihe von Darstellungen, aber sie erschöpfen weder den Thatbestand noch sind sie frei von zum Theil beträchtlichen Irrthümern.

Im Licht der vorangehenden Beschreibung der Entwicklungsgeschichte des großen Nerven wird es mir vielleicht gelingen, einige dieser Irrthümer definitiv zu beseitigen und zur genaueren Kenntnis der schwierigen Ursprungsverhältnisse und damit auch der morphologisch-phylogenetischen Bedeutung des Lateralis beizutragen.

Es gibt einen fundamentalen Fehler mit Bezug auf den Lateralis des *Ammocoetes*, der, so oft ihm auch schon widersprochen ist, doch immer wiederkehrt und schließlich zu der verkehrtesten aller Deutungen des morphologischen Werthes dieses Nerven geführt hat. Dieser Fehler besteht in der Annahme, dass Fasern der Spinalnerven an der Bildung des Lateralis Antheil nehmen.

Nachdem die englischen Morphologen RANSOM und THOMPSON (On the spinal and visceral nerves of Cyclostomata. in: Z. Anzeiger

9. Jahrg. 1886 pag. 421 ff.) die Behauptung ausgesprochen hatten, der dorsale Ast der sensiblen Spinalnerven schicke Fasern an den Lateralis, eine Behauptung, die auf die Untersuchung von Schnitten basirt war, erweiterte JULIN diesen Satz dahin, dass nicht nur die sensiblen, sondern auch die motorischen Spinalnerven Fasern aus ihren dorsalen Ästen an den Lateralis abgäben, und zwar, wie er ausdrücklich pag. 304 hinzufügt, »depuis le premier nerf spinal jusqu'au dernier«.

Ich habe oben schon erwähnt, dass die Beobachtung an jungen Larven bis zum 15. Tage nach dem Ausschlüpfen keine Spur eines solchen Verhältnisses erkennen lässt, dagegen mit aller Deutlichkeit die Anlagerung dieser dorsalen Äste an die äußere Peripherie des Lateralis ergibt. Ich habe auf Längs- und Querschnitten an halb- und ganz erwachsenen Exemplaren auf das sorgfältigste den Thatbestand verificirt und muss auf das Bestimmteste behaupten, dass es auch da nicht ein einziges Mal gelingt, ein Übertreten von Fasern weder aus sensiblen noch motorischen Spinalnerven in den Lateralis noch auch aus dem Lateralis in diese zu beobachten. Den Schein einer solchen Verbindung erregt allerdings die regelmäßige Aneinanderlagerung der betr. Nerven, und mitunter erweckt der schräge Verlauf nach hinten besonders der dorsalen motorischen Zweige den Verdacht, als vermischten sich die Fasern mit denen des Lateralis. Man braucht dann aber nur die vorhergehenden und nachfolgenden Schnitte zu prüfen, um zu erkennen, dass es sich immer nur um den Schein einer Verschmelzung, in Wirklichkeit nur um die Anlagerung handelt, welche freilich mitunter so dicht ist, dass eine Zusammenquetschung des Lateralis erfolgt — wobei freilich unentschieden bleiben möge, ob diese nicht auf künstlichem Wege durch die Conservirung oder die Schnittrichtung hervorgerufen wurde<sup>1</sup> (Taf. 12 Fig. 9, 10, 20 A, B, C.).

Da auch von SCHLEMM und D'ALTON die Angabe gemacht worden ist, dass Fasern des Hypoglossus in die Bildung des Lateralis aufgehen, eine Angabe, die JULIN ausdrücklich bestätigt und dahin er-

<sup>1</sup> Auch FREUD giebt in seiner vorzüglichen Abhandlung (Über Spinalganglien und Rückenmark des *Petromyzon*. in: Sitz.-Ber. Akad. Wien. 75. Bd. 1879. 3. Abth.) an, dass es sich nur um Anlagerung handle. So pag. 107: »die hintere Wurzel verläuft in einer transversalen, die beiden Äste in einer sagittalen Ebene; der dorsale Ast zieht am N. lateralis vorüber...«



weitert, dass die dorsalen Äste beider Hypoglossuswurzeln kurze Äste an den Lateralis abgaben, so muss ich dieser Behauptung ausdrücklich widersprechen und werde weiter unten die Verhältnisse des Hypoglossus genauer behandeln (Taf. 12 Fig. 14, 15, 17—19).

Es sind ferner von fast allen Autoren, die sich mit den Nerven des *Ammonoetes* beschäftigt haben, Angaben über Verbindungen desselben mit dem Ramus recurrens s. communicans des Facialis gemacht worden. Diese Verbindungen kann ich durchaus bestätigen.

Der Ramus recurrens des Facialis ist ein sehr starker Nerv, welcher vom Facialisganglion abgeht, etwas nach oben steigt und an der Innenseite der Myotommusculatur, außen von der knorpiligen Ohrkapsel verläuft, von dieser letzteren aber geschieden durch die ganze Breite der um diese herumlaufenden großen Vene. Vor dem Eintreten in den Lateralis theilt sich der Ramus recurrens in zwei Äste, welche sich aber beide in das Ganglion des Lateralis begeben (Taf. 12 Fig. 14, 15 *R.rec.fac.*). Es ist mir nicht möglich geworden, zu entscheiden, ob die Recurrensfasern ohne Weiteres in den Verlauf der Lateralisfasern übergehen, oder ob sie zunächst mit Ganglienzellen des Lateralis in Verbindung treten. Dass diese Frage nicht unwesentlich ist, werden wir erkennen, wenn wir die Entwicklung des Recurrens ins Auge fassen.

Den Ramus recurrens des Facialis bemerkt man bereits deutlich an Larven, die seit 12 Tagen ausgeschlüpft sind. Er verlässt das Ganglion facialis auf der Höhe des größten Diameters der Ohrblase, dieser anfänglich dicht angelagert, gleichzeitig aber auch dem Ectoderm angelagert, da zwischen diesem und der Ohrblase nur wenige Mesodermzellen zu sehen sind. Diese Mesodermzellen und der Ramus recurrens liegen außerdem in dem schmalen Zwischenraum, der hier von der dorsalen und ventralen Partie der Myotommusculatur gebildet wird, welche bekanntlich auf der Höhe der Ohrblase aus einander zu weichen beginnen (Taf. 12 Fig. 12 *R.rec.fac.*). Es ist nun aber von Bedeutung, gerade an dieser Stelle auch eine Einbuchtung des Ectoderms zu constatiren, die ihre am weitesten nach innen vorspringende Convexität gerade da erreicht, wo der Recurrens sich an sie anlegt. Und eben so interessant ist der Umstand, dass alle die Zellen dieser Einbuchtung einen conischen Charakter haben, nach außen etwas convergirend und im Querdurchmesser verlängert erscheinen, gegenüber den höher und tiefer gelegenen Ectodermzellen. Da diese Zellen sich auch etwas dunkler färben, so gewährt das Ganze vollkommen dasselbe Bild, das wir oben vom

Lateralis und seiner Anlagerung an das Ectoderm beschrieben, und da bei älteren *Ammocoetes* an dieser Stelle deutliche Sinnesbügel (Taf. 12 Fig. 13) sich finden, so kann es kaum einem Zweifel unterliegen, dass diese convergirenden dunkler gefärbten conischen Ectodermzellen die Vorstadien dieser Sinnesbügel sind. Dann aber ist dasselbe auch für den Lateralis anzunehmen, und die Wahrscheinlichkeit, dass wir es bei beiden Bildungen mit einem Rest der alten Seitenlinie zu thun haben, wächst beträchtlich.

Der Ramus recurrens erscheint in dem frühen Stadium auf dem Querschnitte genau so, wie der Lateralis, als ein einfacher blasser Cylinder mit angelagerten Kernen. Leider ist es mir bisher nicht geglückt, zu constatiren, ob er anfänglich im Ectoderm verläuft und dort mit nach vorn wachsenden Fasern des Lateralis verschmilzt, oder ob er aus dem Ectoderm in das Ganglion des Lateralis hineinwächst.

Und das ist darum zu bedauern, weil die Frage entsteht, ob dieser Ramus recurrens irgend ein seriales Homologon des Lateralis vorstellt, ob er zu dem System der Kiemensinnesorgane oder zu dem der Seitenlinie als solcher gehört.

Bei den Debatten über die morphologische Bedeutung des Lateralis ist die Frage nach den Seitenorganen zu sehr außer Acht gelassen worden. Nur LANGERHANS hat diesen Organen seine Aufmerksamkeit geschenkt, ja sie überhaupt erst aufgefunden.

Ich habe bei meinen Untersuchungen über die Entwicklungsgeschichte auch auf die Entstehung der Seitenorgane Rücksicht genommen und kann darüber das Folgende berichten.

Bei Larven, welche seit 8 Tagen ausgeschlüpft sind, findet man die ersten Spuren von Seitenorganen. Deutlicher sind sie 1—2 Tage später. Man erkennt sie am sichersten auf Sagittalschnitten bei Exemplaren, die gut gestreckt sind. Schnitte von 5—10  $\mu$  zeigen dann zunächst die äußersten gewölbten Partien der Epidermis, während die tieferen Einbuchtungen nicht getroffen sind. Diese werden getroffen auf folgenden Schnitten, wo bereits auch die Myotome angeschnitten werden. Mehrere Schnitte kann man nun übergehen, bis die Spinalganglien in den Zwischenräumen zwischen den Myotomen zum Vorschein kommen. Bald danach sieht man nun dorsalwärts von den Spinalganglien, gerade in den septalen Zwischenräumen zwischen den Myotomen, also in den Einbuchtungen der Epidermis, rosettenförmige, dunkler gefärbte Stellen (Taf. 12 Fig. 4 *Sei. Org.*). Betrachtet man sie mit stärkerer Vergrößerung, so zeigen

sich dieselben aus 7—9 dichter gestellten, im Querschnitt kleineren Ectodermzellen gebildet (Taf. 12 Fig. 5). Dicht unter diesen Rosetten trifft der Schnitt auf den längsverlaufenden Lateralis. Hat man auf Sagittalschnitten einmal diese Differenzirung des Ectoderms kennen gelernt, so gelingt es auch auf Horizontalschnitten diese Zellen zu erkennen, und man sieht sie in nahezu regelmäßigen Intervallen neben dem Lateralis. Es kann kein Zweifel sein, dass sie mit den bereits oben pag. 266 beschriebenen dunkleren Partien der Epidermis identisch sind, welche auf Querschnitten wahrgenommen wurden. Aus diesen Rosetten gehen später die von LANGERHANS beschriebenen, einfachen Seitenorgane hervor.

Es ist nun von Wichtigkeit zu bemerken, dass diese Rosetten von Hause aus segmental gelegen sind, zwischen den Myotomen. Es kommen zwar auch Unregelmäßigkeiten vor, es wird gelegentlich ein Seitenorgan auf dem convexen Theil des Segmentes, über den Muskelfasern gefunden — aber bei Weitem die Mehrzahl findet sich auf den Septen. Es ist mir leider nur an wenig Stellen mit Sicherheit gelungen, Ausläufer des Lateralis an diese Rosetten zu bemerken, auch tritt die Differenzirung derselben im Ectoderm erst ein, wenn schon der Lateralis weit nach hinten gewachsen ist.

Es ist hiernach wohl unzweifelhaft, dass diese Rosetten in functioneller Beziehung zum Lateralis stehen, und dass beide zusammen eine Art Seitenlinie vorstellen. Um so interessanter wird es nun sein, die Verhältnisse am Vordertheile des Körpers, am Kopfe zu studiren. Dabei ergibt sich zunächst das wichtige Resultat, dass über jeder Kiemenspalte gleichfalls eine solche Rosette am Ectoderm gefunden wird (Taf. 12 Fig. 11 *Sei. Org.*), und dass sie benachbart den Ganglien liegt, aus denen die Kiemennerven entstehen, also in der Nähe der Glossopharyngeus- und sämtlicher Vagusganglien. Ich habe schon früher (XII. Studie pag. 334) Ausläufer von diesen Ganglien an die Haut beschrieben: jetzt kann ich diese Angabe durch den Nachweis der dazu gehörigen Sinnesorgananlagen vervollständigen.

Die Seitenorgane nun, welche sich später am Ramus recurrens des Facialis finden, legen sich gleichfalls, wie oben bemerkt, sehr frühzeitig an, lassen sich aber anfänglich nicht als discrete Bildungen erkennen, werden vielmehr als eine etwas eingesenkte, mit dichter stehenden dunkler gefärbten Zellen versehene Partie des Ectoderms unterschieden. Man findet diese Stelle sehr leicht in dem Zwischenraum

zwischen der aus einander weichenden dorsalen und ventralen Myotom musculatur (Taf. 12 Fig. 12 *Sei. Org.*).

Weiter vorn am Kopf findet man eine ähnliche differenzierte Partie des Ectoderm, die sich von dem Auge zur Oberlippe bis an die vorderste Peripherie des Körpers erstreckt und unter der sich der N. maxillaris cutaneus befindet; eine noch höher gelegene findet sich über dem N. ophthalmicus superficialis.

Damit ist, so weit ich bemerken konnte, die Anlage der sog. Sinnesbügel oder Seitenorgane erschöpft — und Niemand wird in Abrede stellen, dass sie im Großen und Ganzen durchaus der Anordnung entsprechen, welche durch die Untersuchungen der Selachier-embryologie bekannt geworden sind.

Halten wir nun mit den eben gegebenen Darlegungen zusammen, was JULIN als die Resultate seiner Untersuchungen veröffentlicht hat, so ist es wiederum nicht schwer, die Unrichtigkeit derselben nachzuweisen.

Derselbe sagt (l. c. pag. 304):

»J'ai constaté chez l'*Ammocoetes* que le nerf latéral reçoit un rameau des branches dorsales non seulement des nerfs spinaux dorsaux, mais également des nerfs spinaux ventraux et cela dans toute son étendue, depuis le premier nerf spinal jusqu'au dernier, à l'extrémité de la queue de l'animal.

»Si nous considérons, d'autre part, que le nerf latéral, d'après ce que j'ai dit précédemment, n'est formé à son lieu d'origine que 1<sup>o</sup> par une commissure du nerf facial (branche du rameau récurrent); 2<sup>o</sup> par un petit rameau dorsal du ganglion pneumogastrique; 3<sup>o</sup> enfin, par deux rameaux émanant des branches dorsales de l'hypoglosse, il me paraît tout rationnel d'admettre que le nerf latéral n'est, en définitive, qu'une commissure dorsale réunissant tous les rameaux dorsaux, tant sensibles que moteurs, des nerfs spinaux avec les rameaux dorsaux de l'hypoglosse et du pneumogastrique. Cette commissure s'étend en avant, par l'intermédiaire du rameau récurrent, jusqu'au ganglion du nerf facial.

»J'ai pu en outre confirmer, chez l'*Ammocoetes*, l'existence de ce petit nerf, signalé pour la première fois par AHLBORN chez le *Petromyzon* et qui unit le ganglion ophthalmique du trijumeau au ganglion du facial.«

Hieraus nun glaubt JULIN die Hypothese ableiten zu können, dass diese von ihm Commissur benannte Nervenverbindung im Grunde nichts Anderes sei, als die bekannte dorsale Nervenleiste, aus welcher



bei den Selachiern die sämmtlichen dorsalen Wurzeln der Hirn- und Spinalwurzeln hervorwachsen.

JULIN kennt offenbar nicht aus eigener Anschauung diese Verhältnisse bei den Selachierembryonen, er würde sonst nie daran gedacht haben, den Lateralis mit der Nervenleiste zu identificiren, da beide, wie ich schon in der XII. Studie gegen RANSOM und THOMPSON bemerkte, noch längere Zeit hindurch neben einander bestehen, auch eine gründlich verschiedene Lagerung haben, die Nervenleiste aber allmählich verschwindet, während der Lateralis bestehen bleibt und eine immer bedeutendere Entwicklung erlangt. Über die Schicksale und Bedeutung der sog. Nervenleiste oder Commissur werde ich an anderer Stelle handeln.

Aber auch in der Meinung, im Lateralis des *Ammocoetes*, dem vermeintlichen dorsalen Ast des Vagus, dem Ramus recurrens des Facialis und dem Verbindungsnerven zum Ganglion ophthalmicum eine Art Commissur erblicken zu können, die in ihrer gesammten Länge gleichwerthig sei und eine Art Einheitsbildung darstelle, täuscht sich der belgische Forscher. Was es mit der Natur des Ramus recurrens des Facialis auf sich hat, bedarf unter dem Gesichtspunkte der Homologie wohl noch eingehender Untersuchungen und Erwägungen, wie denn überhaupt eine vergleichende Monographie über den ganzen Facialis ein sehr großes Desideratum für die Morphologie der Kopfnerven bildet. Die Verbindung dagegen, welche zwischen dem Lateralis und dem »petit rameau dorsal du ganglion pneumogastrique« besteht, kann schwerlich auf dieselbe Linie mit der Anastomose zwischen Lateralis und Recurrens gesetzt werden, denn bei ihr handelt es sich um eine Verbindung der Wurzelstränge, nicht der peripherischen Nerven. Wie es mit dieser Verbindung sich verhält, dass sie wahrscheinlich auch nur eine nachträgliche Verknüpfung darstellt, muss wohl noch genauer festgestellt werden. Dass die Verbindung mit den dorsalen Ästen des Hypoglossus nicht existirt, habe ich oben nachzuweisen gesucht, und dass es sich mit den sämmtlichen Spinalnerven eben so verhält, kann keinem Zweifel unterliegen.

Was dann schließlich noch den zuerst von AHLBORN hervorgehobenen Verbindungsast des Ganglion ophthalmicum zum Ganglion facialis betrifft, so verdient er um so mehr eine besondere Erörterung, als die Deutung dieser Nerven eine zweifelhafte ist. Wenn ich nämlich die Beobachtung AHLBORN's recht interpretire, so ist dieser Verbindungsast gleichfalls kein peripherischer Nerv, sondern die Wurzel

des Ganglion ophthalmicum, die sich, bevor sie die Dura mater durchsetzt, hinter dem eigentlichen Ganglion des Trigemini mit einem gleichfalls vom Ganglion des Facialis ausgehenden Wurzelstrange verbindet. Diese Interpretation gewinnt durch den Umstand an Wahrscheinlichkeit, dass in sehr frühen Stadien, also schon am 5. Tage nach dem Auschlüpfen, diese drei Ganglien deutlich unterscheidbar und jedes mit seiner Wurzel an das Gehirn zu verfolgen ist. Dabei sind das sog. Ganglion ophthalmicum und das Ganglion trigemini ziemlich weit von einander getrennt (Taf. 10 Fig. 4), das eine liegt über der Augenblase, das zweite dahinter und zum Theil darunter, ihre Wurzelstränge gehen aber weit zurück, die des Ophthalmicum dorsal die des Trigemini überlagernd, so dass es vielmehr den Eindruck macht, das Ganglion ophthalmicum stelle das erst später mit dem Ganglion trigemini zum Gesamtganglion Gasseri verschmelzende Ganglion facialis p. ophthalmici superficialis dar, wie wir es von den Selachiern kennen. Sollte diese Auffassung, die wohl der weiteren Prüfung werth ist, die richtige sein, so handelte es sich bei diesen Nerven wiederum, wie bei den Beziehungen des Lateralis zum Pneumogastricus, um Verbindungen der Wurzeln, keineswegs aber um Commissuren nach Art der Anastomose des Ramus recurrens mit dem Lateralis. Daraus also eine die gesamten Nerven in ursprüngliche Beziehung setzende Längscommissur ableiten zu wollen, ist ein Ding der Unmöglichkeit und dürfte, nach dem heutigen Stande unserer Kenntnis, nicht mehr als discutirbar angesehen werden.

Durch die obigen Darlegungen über die Entstehung des Lateralis und seine Beziehungen zu einer Reihe segmental geordneter »Seitenorgane« gewinnen wir aber einen neuen Anhalt zu Vergleichen von *Ammocoetes* mit den eigentlichen Fischen und können vielleicht aus den Unterschieden weiteres Material zur Beurtheilung der phylogenetischen Stellung des ersteren gewinnen.

Und da erlangt in erster Linie die Umlagerung des Lateralis bei *Ammocoetes* beträchtliche Bedeutung. Dem Ursprunge nach ist er so sicher bei diesem wie bei Selachiern oder Teleostiern ein mit der Haut in nächster Beziehung stehender sensibler Nerv. Bei den Fischen bleibt er anfänglich zwischen Haut und Myotom musculatur liegen, ja er ist offenbar der Grund jener Spaltung der Myotome in einen dorsalen und ventralen Theil, der so typisch geworden ist, der aber gerade den Cyclostomen fehlt. Erst allmählich rückt er gelegentlich tiefer in die Musculaturlücke hinein, die zwischen diesen beiden Abschnitten besteht. Bei *Ammocoetes* liegt er anfänglich ebenfalls in

der Haut, dann an der Haut, dann rückt er an die Spitzen der Myotome und schließlich auf deren innere Seite, ja tief herab bis zwischen die Musculatur und die oberen Bögen der unvollkommenen Wirbelsäule.

Was kann daraus geschlossen werden? Sind von Hause aus Lateralis der Fische und Lateralis der Cyclostomen nicht identisch? Mit anderen Worten: gab es nicht gemeinsame Vorfahren Beider, die einen Lateralis besaßen, von dem die beiden Gruppen ihre Laterales in directer Linie ererbten? Es würde wohl Niemand einfallen, das zu leugnen. War der Nerv aber derselbe, so müssen wohl auch die Seitenorgane als identisch angesehen werden. Dann kann also auch die Lageverschiedenheit der beiden nur eine allmählich erworbene sein, keine von Hause aus gegebene. Welche der beiden jetzigen Lagerungsweisen nähert sich dann mehr der ursprünglichen, die des *Ammocoetes* oder die der Teleostier und Selachier?

Vielleicht wirft auf diese Frage einiges Licht die Lage des Ramus recurrens des Facialis und die Ausbreitung des Hypoglossus. Der Recurrens verläuft, wie schon bemerkt, zwischen der dorsalen und ventralen Partie der bis an die Nase resp. die Oberlippe verlaufenden Musculatur des vordersten Myotomes. Dabei wird die ventrale Partie dieses Myotomes versorgt vom ventralen Aste des Hypoglossus, die dorsale vom dorsalen. Die Sinnesbügel, welche der Recurrens innervirt, liegen gleichfalls zwischen jenen Muskeln, und auch die Seitenorgane des Glossopharyngeus beginnen dort. Wenn es nun überhaupt zulässig ist, die Seitenlinie der Fische mit den sog. Kiemensinnesorganen auf eine Linie zu setzen — was freilich unbewiesen bleibt — so ginge die ursprüngliche Lagerung derselben vom Recurrens bis an das letzte Seitenorgan des Vagus. Das Hinüberschieben der Körpermusculatur nach vorn über den Kiemenabschnitt hat aber zur Folge, dass der Lateralis gleichfalls über die Ausbreitung des Vagus hinüber bis an die Glossopharyngeuswurzeln rückt — wo ja auch die Vaguswurzeln sich finden. Die Seitenorgane schieben sich also über einander: dabei müssen natürlich die einen mehr dorsal — also die des Lateralis — die anderen, die des Vagus, mehr ventral sich lagern. Die ursprüngliche Lagerung würde beibehalten von den Seitenorganen des Facialis, Glossopharyngeus und Vagus, der Lateralis schiebt sich dorsalwärts. Dies geschieht schon bei Selachiern und Teleostiern, in noch höherem Grade aber bei den Cyclostomen, wozu dann wohl das weite Vorschieben der Musculatur auf den Vorderkopf, resp. das Gleiten des Branchialdarmes nach hinten

wesentlich beigetragen hat. Bei diesen Verschiebungsprocessen, die bei *Ammocoetes* schon sehr früh im Embryo resp. in den jüngsten Larvenstadien stattfinden, verändert sich auch die Lagerung zwischen Lateralis und Musculatur, und nur noch die vorderste Partie, die des Ramus recurrens, erhält sich in der ursprünglichen Lage zwischen dorsaler und ventraler Schicht der Myotome.

Ist diese Auffassung irgend wie gegründet, so ergäbe sie die geringere Ursprünglichkeit bei *Ammocoetes*, dessen unvollkommene Einrichtung der Seitenlinie vielleicht wie so vieles Andere auf Reductionen und Degenerationen zu beziehen wäre. Keinenfalls bieten die Verhältnisse des Lateralis den geringsten Anhalt zur Annahme, man habe es mit ursprünglicheren Zuständen zu thun, von denen die der Selachier etc. direct abzuleiten wären. Immer wird es sich nur um die Ausdenkung gemeinsamer Vorfahren der einen wie der anderen handeln, und die Frage kann nur die sein: waren diese gemeinsamen Vorfahren eher fisch- oder eher cyclostomenartig. Das ist die ganze Streitfrage.

Was nun noch im Speciellen den Hypoglossus anlangt, so möchte ich betonen, dass wenn man ihm in der That zwei Wurzeln zuerkennen will, man nicht übersehen möge, dass zwischen diesen zwei Wurzeln eine dorsale, mit Ganglienzellen versehene Spinalwurzel sich befindet, die dicht unter und außen vom Lateralisganglion liegt (Taf. 12 Fig. 14, 15 *Gl.hypo.*), wo sie leicht als integrierender Theil eben dieses Ganglions aufgefasst werden kann, aber unzweifelhaft von ihm verschieden ist<sup>1</sup>. Dieses Spinalganglion ist also jedenfalls das erste, und die nach ihm folgende ventrale Wurzel (Taf. 12 Fig. 17—19) könnte nur dann noch als Hypoglossus gelten, wenn man daran denkt, dass auch der Hypoglossus der übrigen Wirbelthiere aus ventralen Wurzeln gebildet wird, deren dorsale Ganglien abortiren. Die noch immer wieder vorgetragene Auffassung, als könnten die verschiedenen Hypoglossuswurzeln der Selachier etc. als eben so viele ventrale Wurzeln zu den Vagusganglien gerechnet werden, erfährt jedenfalls durch die Verhältnisse des *Ammocoetes* keine Stütze, wo man 6—7 Hypoglossuswurzeln postuliren müsste, sollten sie den Glossopharyngeus- und Vagusganglien das Gleichgewicht halten. Es ist dabei zugleich sehr bemerkenswerth, dass die vorderste

<sup>1</sup> Es ist interessant, dass durch IVERSEN (Bemerkungen über die dorsalen Wurzeln des Nervus hypoglossus. in: Ber. Nat. Ges. Freiburg. 2. Bd. pag. 33—36) ein nahezu gleiches Verhältniß für *Protopterus* nachgewiesen wird.



Hypoglossuswurzel keinen Ramus dorsalis besitzt, während der der zweiten ein außerordentlich bedeutender ist und sich weit nach vorn bis in die Nachbarschaft der Nase begiebt, somit auch lange Zeit auf Querschnitten Demjenigen, der nicht mit diesen Verhältnissen vertraut ist, wie ein vorderes Stück des Lateralis, der Lage nach, erscheinen könnte. Dabei ist aber zu erwägen, ob nicht von Hause aus die ventralen Wurzeln vor den dazu gehörigen dorsalen aus dem Rückenmark hervortreten: fasst man das so auf, so ergäbe sich, dass jede ventrale Wurzel ihre auf sie folgende dorsale bei *Petromyzon* unverkürzt besäße.

#### 4. Der Sympathicus.

In der oben erwähnten vierten »Vorläufigen Mittheilung« theilt JULIN seine Entdeckung eines in vielen Beziehungen sehr auffallend entwickelten Systems sympathischer Ganglien und Nerven mit und schickt eine Aufzählung der Autoren und Angaben voraus, welche sich mit der Frage der Existenz oder Nichtexistenz des Sympathicus bei Cyclostomen beschäftigt haben. Ich will mich zunächst darauf beschränken, hervorzuheben, dass JULIN hierbei eine von mir herrührende Angabe übergangen hat. Es würde mir indess nicht eingefallen sein, auf diese Priorität irgend welches Gewicht zu legen, um so weniger, als in der späteren Arbeit JULIN's diese Versäumnis nachgeholt worden ist, wäre nicht der Umstand von bemerkenswerther Bedeutung, dass JULIN überhaupt diesen Theil des Sympathicus, dessen Existenz ich bereits in der IX. Studie (diese Zeitschrift VI. Bd. 1885) signalisirte, nicht zu kennen scheint, falls er es nicht bisher gänzlich versäumt hat, nicht nur *Annocoetes* sondern auch *Petromyzon* selbst zu untersuchen.

Auf pag. 416 jener Studie, in der Anmerkung heißt es: »Er (der Sympathicus) findet sich nämlich in Gestalt zerstreuter Ganglienzellen inmitten einer mesoblastischen Gewebsmasse über den letzten Enden der Nierengänge und der Geschlechtsausführwege. Man sieht diese Ganglienzellen mit großer Deutlichkeit auf Längs- und Querschnitten, wenn man die Schnitte durch den After, die Rudimente der Beckenflossen« (als welche ich die vorspringenden Analfalten in Anspruch nahm) »und die umliegenden Partien führt. Bestimmtere Angaben behalte ich mir für eine andere Gelegenheit vor.«

Nun sagt zwar JULIN auf pag. 200 des Anat. Anzeigers: »J'ai aussi constaté l'existence de nombreux ganglions, sympathiques profonds, destinés spécialement aux organes génitaux et reliés par des

filets nerveux à des ganglions superficiels,« aber aus den Angaben, welche er über die histologische Beschaffenheit der von ihm beobachteten sympathischen Ganglien und Ganglienzellen macht, geht hervor, dass er andere als die von mir aufgefundenen nervösen Elemente vor sich gehabt haben muss. JULIN hebt nämlich ausdrücklich hervor (l. c. pag. 196): »Ces cellules ganglionnaires se distinguent toutefois des grandes cellules des ganglions spinaux: 1) par leurs dimensions moindres et 2) en ce qu'elles n'ont pas de membrane d'enveloppe propre.« Und damit kein Zweifel bestehen könne, dass diese Angabe, die zunächst für die Beschaffenheit der zwischen Aorta und Cardinalvenen von JULIN entdeckten sog. oberflächlichen sympathischen Ganglien gilt, auch für die tiefer gelegenen, visceralen Ganglien Geltung behält, heißt es pag. 200: »Les ganglions, que j'ai désignés, pour la facilité de la description, sous le nom de ganglions sympathiques profonds présentent absolument la même structure que les superficiels. Cependant généralement ils ne constituent pas des organes aussi nettement délimités que ceux qui se trouvent à droite et à gauche de l'aorte, contre les veines cardinales.«

Es ist nun auf den ersten Blick klar, dass unter diese Beschreibung die von mir entdeckten, überaus zahlreichen sympathischen Ganglienzellen nicht fallen können, die ich bei *Petromyzon* aufgefunden habe, denn sie sind eben so groß, wie die kleineren Zellen der Spinalganglien und besitzen eben so wie diese eine eigene, mit mehreren Kernen versehene Membran. Ich gebe in dem Folgenden eine genauere Beschreibung, so weit meine bisherigen Forschungen über diese wichtigen Gebilde gedrun-gen sind.

Ich beginne die Darstellung mit dem *Petromyzon*-Stadium, da es die deutlichsten Bilder liefert. Nachher werde ich die Verhältnisse bei ausgewachsenen, halb- und viertelerwachsenen *Ammocoetes* schildern.

Ehe ich aber an die Beschreibung der Ganglienzellen und Nerven selbst gehe, ist es nöthig die Localität genauer zu bezeichnen, wo sie sich finden, und auf die topographischen Beziehungen einzugehen, die mit anderen Organen obwalten. Ich muss dabei etwas weit ausholen.

Beim Männchen von *Petromyzon* — um mich zunächst auf dieses zu beschränken — existirt, wie bekannt, ein sog. Penis. Derselbe findet sich hinter dem After und ist im ausgestülpten Zustande wohl 4 mm lang. Seinem morphologischen Werthe nach ist in-

dessen dieser Penis nichts als ein Porus abdominalis, dessen unmittelbare Umgebung, also die Wandung der Plenoperitonealhöhle, auf längerer Strecke verengert und mitsammt der Hautpapille, auf der sie gelegen ist, hervorgetrieben werden kann, wobei denn wohl eine Turgesenz des ganzen Gebildes eintritt, die vielleicht auf eine Copulation berechnet ist. Darüber fehlen indessen noch sichere Beobachtungen. Das Lumen dieses Penis auf dem Querschnitte ist quer oval, gegen die Basis zu wird es hufeisenförmig, wobei die untere Wandung concav, die obere convex nach innen vorspringt. Die Epidermis umgibt den Penis in mehrfacher Schicht, die gegen die Wurzel an Dicke zunimmt und in die Wandung des Afters übergeht. Ehe aber auf dem Querschnitt durch den ganzen Leib der After erreicht wird, von dem Schwanze an gerechnet, treffen die Schnitte jene seitlichen Falten, welche ich in der 9. Studie als letzte Reste der Beckenflossen in Anspruch nahm. Ob sich diese Interpretation aufrecht halten lässt, ist mir zweifelhaft geworden, zumal meine ganze Hypothese über die Natur der paarigen und unpaaren Flossen durch den Nachweis, dass der After der Petromyzonten der ursprüngliche Blastoporus ist — ein Nachweis, den wir SIMPLEX verdanken, und der später von Anderen und auch von mir selbst bestätigt worden ist — einer Umformung bedarf, auf die ich indessen hier nicht eingehen kann.

Diese Falten umgeben die Basis des Penis, bis sie sich in immer weiter nach vorn gelegenen Schnitten zur Afteröffnung zusammenschließen. Das Lumen des Penis erweitert sich nun, ja füglich kann es überhaupt nicht mehr zum Penis gerechnet, sondern muss als Leibeshöhle bezeichnet werden. Die obere Wand zeigt eine Reihe Einfaltungen, von denen die beiden äußersten sich bald auf den weiter nach vorn vorschreitenden Schnitten als besondere seitliche Hohlräume isoliren, dabei aber von Schnitt zu Schnitt einen größeren Raum umfassen. Sie bilden die eigentlichen Pleuroperitonealhöhlen. Die mehr in der Mitte liegenden Einfaltungen bilden erst etwas später gleichfalls getrennte und länglich-ovale Hohlräume — sie sind die Nierenausführgänge, an sie schließen sich weiter nach vorn die Convolute der Nierencanälchen. Der Enddarm liegt in der Mittellinie, ventral von den eben beschriebenen Bildungen, auf dem Querschnitte zeigt er ein enges Lumen, das durch vorspringende Längsfalten vielfach gelappt erscheint (Taf. 13 Fig. 12—18, Taf. 14 Fig. 1—10).

Blickt man auf diese drei verschiedenartigen Höhlungen, deren

eine, der Darm, unpaar, die anderen, Nierenausführgänge und Leibeshöhle, paarig sind, auf einem der Schnitte, welche nicht weit von der Einmündung der Nierengänge in die Leibeshöhle geführt sind, so wird schwerlich Jemand, der nicht mit dem Object vertraut ist, aus der gesammten Configuration entnehmen können, was er vor sich hat. Das liegt an folgendem Verhältnis.

Die fünf, von Epithel umgebenen Hohlräume werden einer von dem anderen durch Bindegewebe getrennt, welches sie aber gleichzeitig alle fünf umgiebt und zu einem Gesamtgebilde zusammenfasst, das durch eine dünne Membran oben, dorsalwärts an den unteren Rand der zu einem großen Stamme verschmolzenen Cardinalvenen (Taf. 14 Fig. 1 *Bi.S<sub>1</sub>*) befestigt ist, nach unten zu aber von dem Bindegewebe gestützt wird, das zwischen Darm und Leibeshöhle sich findet (Taf. 14 Fig. 1 *Bi.S<sub>2</sub>*). So sind diese fünf, sehr ungleichwerthigen und auch ungleich geformten Hohlräume suspendirt in einem viel größeren, sie umgebenden Hohlraum (Taf. 13 Fig. 12—15, Taf. 14 Fig. 1—8 *Ly*), der nach oben von dem großen Venenstamm und dem ihn umgebenden Bindegewebe, nach außen von der Leibesmuskulatur, nach unten von der Körperwand gebildet wird. Auf den ersten Blick wird Jeder diesen Hohlraum zunächst für die Leibeshöhle selbst halten, er wird aber erstaunt nach dem sie begrenzenden Pleuroperitonealepithel suchen und es nicht finden. Je weiter er die Schnitte dann nach vorn, d. h. nach dem Kopfe zu, mustert, um so mehr wird er sehen, dass sich dieser Hohlraum verkleinert, nach unten sich zu zwei, seitlich von der wirklichen, vorher beschriebenen Leibeshöhle gelegenen, unregelmäßig gestalteten, von Bindegewebe umgebenen Sinus verengert und endlich ganz verschwindet, ohne andere Spuren zu hinterlassen, als kleine Gefäße, die in ihn von vorn und von den Seiten münden.

In der That ist dieser große Hohlraum auch nichts Anderes, als ein großer Blut- oder Lymphraum, der sich noch weit hinter den After und hinter die Spitze des ausgestülpten Penis erstreckt, dort aber bedeutend schmaler wird, durch das bindegewebige Septum, das von der centralen Vene an die Leibeshöhle geht, getheilt bleibt, und eigentlich nur die ventralen Theile der Leibesmuskulatur umgiebt.

Dieser Lymphraum zeigt sich fast ganz leer, nur einiges Blutgerinnsel untermischt mit Blutkörperchen wird darin gefunden, zumal an den dorsaleren Theilen.

Es ist nun sehr wichtig zu constatiren, dass dieser Lymphraum



sich nur beim ausgebildeten *Petromyzon* findet, dagegen bei *Ammocoetes* vollständig fehlt. Ich werde das weiter unten näher aus einander setzen.

In zweierlei Beziehung wird er nun aber weiterhin topographisch interessant. Der eine Umstand betrifft einen merkwürdigen Abschnitt der Musculatur (Taf. 13 Fig. 15—18, Taf. 14 Fig. 1—6 *Mu*), der ebenfalls, wie Darm, Nierenausführgänge und hinterer Theil der Pleuroperitonealwandungen von diesem Blut- oder Lymphraum eingeschlossen wird — der andere, dass er an verschiedenen Stellen von einzelnen Arterien und von mächtigen Nervenfaserbündeln schräg durchsetzt wird (Taf. 14 Fig. 5 u. 6 *n*).

Die Musculatur ist schon seit längerer Zeit bekannt; sie bildet den von SCHNEIDER sog. Afterflossenmuskel, den ich als Homologon der rückgebildeten Beckenflossenmusculatur zu deuten gesucht habe. An anderer Stelle hoffe ich auf die Frage nach der Haltbarkeit dieser Deutung zurückkommen zu können.

Es kann kein Zweifel darüber obwalten, dass diese Musculatur von den Myotomen her stammt. Die histologische Natur ihrer Fasern, die Disposition ihrer zahlreichen Septen, welche durchaus die von SCHNEIDER sog. Kästchenbildung aufweist, ferner aber ihre Lagerung außen von der parietalen Wand der Leibeshöhle machen das unzweifelhaft. Wie kommt es aber, dass diese Musculatur räumlich so weit von der Myotommusculatur der Leibeshöhle geschieden ist? und welchen Theilen der Leibesmusculation dankt sie ihren Ursprung? Diese Fragen werden sich mit Sicherheit nur beantworten lassen, wenn es gelingt, Übergangsexemplare von *Ammocoetes* zu *Petromyzon* der genauen Untersuchung zu unterwerfen, und dabei wird es sich vielleicht herausstellen, dass die Bildung jenes eben beschriebenen Lymphraumes in ursächlicher Beziehung zur Abtrennung dieser Abschnitte der Myotommusculatur steht. Es ist nämlich leicht zu erkennen, dass eben so wie der Lymphraum auch diese Musculatur in ihrer gesonderten Lage bei *Ammocoetes* fehlt. Ich habe bereits in der IX. Studie pag. 407 ff. einige Angaben über diesen Muskel gemacht und seine Function vermuthungsweise in der Compression der Leibeshöhlenwandung und dadurch hervorgebrachte Ausstülpung des Penis gesucht. Ob das richtig ist, bedarf freilich erst der Bestätigung. Da aber seine Abtrennung von den Myotomen erst bei der Verwandlung und Geschlechtsreife eintritt, so ist wohl a priori viel für diese Hypothese zu sagen, zumal die verschiedenen Kästchen und Fasern so gelagert sind, dass ihre gleichzeitige Contraction wie die eines circulären Schließmuskels wirken muss.

Was uns hier aber noch mehr interessirt, als dieser merkwürdige Muskel, sind Arterien und Nerven, die, von der Aorta und den Spinalnerven kommend, den Lymphraum von beiden Seiten her an seiner breitesten Stelle durchsetzen.

Es ist bekannt, dass wie bei den übrigen Vertebraten auch bei *Petromyzon* aus der Aorta segmentale seitliche Arterien hervorgehen, die sog. Vertebral-, Spinal- oder Parietal-Arterien. Diese Arterien gehen zunächst nahezu rechtwinkelig beiderseits aus der Aorta ab, theilen sich aber bald danach in einen dorsalen und ventralen Ast. Beide Äste liegen in nächster Nähe der sensiblen Spinalnerven, die an ihnen entlang sowohl aufwärts wie abwärts steigen; eine bestimmte Lagerung, etwa vor oder hinter der Arterie ist dem Nervenbündel nicht eigen (Taf. 15 Fig. 4 *V. Art.*). Nicht weit von der Arterie verläuft auch die gleichnamige Vene — wo man diese beiden auf den Schnitten trifft, kann man mit Sicherheit auch die dorsalen Spinalnerven finden.

Während nun aber, z. B. bei den Selachiern, aus dem Stamme der Vertebralarterien auch der Ast für die Nieren hervorgeht, sieht man diesen bei *Petromyzon* vielmehr selbständig aus der Aorta an ihrer unteren Peripherie hervorgehen, und zwar nicht auf derselben Höhe, sondern zwischen zwei Vertebralarterien. Es wiederholt sich da etwas Ähnliches wie mit den ventralen und dorsalen Spinalnervenzwurzeln, die auch immer alternirend, nie in derselben Querebene gefunden werden. Die dorsalen wie die ventralen Äste der Vertebralarterien geben eine Anzahl von Zweigen zur Myotommusculatur ab, der dorsale Ast außerdem einen Zweig an das Centralnervensystem. Auf die Anastomosen, die sich ziemlich zahlreich auffinden lassen, will ich hier nicht weiter eingehen.

Natürlich hören die Nierenäste auf, sobald das Nierenparenchym selbst anhört: an den Schnitten, welche hinter die Nierenausdehnung fallen, bemerkt man keine aus der unteren Peripherie der Aorta abgehenden Arterien mehr. Dagegen aber senden einige der ventralen Zweige der eigentlichen Vertebralarterien sehr deutliche und gut ausgebildete Zweige quer durch jenen Lymphraum an die Endabschnitte der Nierengänge, wo dieselben in die Pleuroperitonealhöhle münden, ab, und diese Zweige sind es, deren ich hier Erwähnung thun muss (Taf. 15 Fig. 1 *Sp. Art.*). Diese Arterien durchsetzen den Lymphraum von oben nach unten; sie sind eingehüllt von einer schmalen Schicht Bindegewebe, welches an verschiedenen Stellen schwarzbraunes Pigment zu besitzen scheint. Ich zähle

drei solche Arterien, von denen die vorderen beiden ziemlich gerade nach unten verlaufen, nur wenig nach hinten gerichtet sind, während die dritte im Gegentheil erst einen langen horizontalen Lauf nach vorn macht und dann durch den Lymphraum hindurch an die äußere Wandung der bereits sehr kleinen Leibeshöhle tritt. Ihre Abgangsstelle liegt mithin beträchtlich hinter ihrem Verbreitungsbezirk.

Es scheint nicht möglich zu sein, diese Arterien als seriale Homologa der Nierengefäße aufzufassen, ich glaube vielmehr, wir haben es mit besonderen Zweigen der ventralen Äste zu thun. Immerhin bleibt diese Frage eine offene.

Ich wende mich nun zu dem eigentlichen Thema dieses Abschnittes meiner Untersuchungen, zu der Darstellung der nervösen Apparate dieses eigenthümlichen Körpertheils. Zunächst will ich die Verbreitung und Structur der daselbst befindlichen überaus zahlreichen Ganglienzellen schildern.

Was die Ausdehnung des Gebietes anlangt, auf welchem ich bis jetzt Ganglienzellen beobachten konnte, so erstreckt es sich von der Basis des Penis, wo derselbe schon halbkugelförmig aus der Körperwand hervortritt, bis an Nierenausführungsgänge dicht am Ende der letzten Nierenanäle (Taf. 13 Fig. 17, 18, Taf. 14 Fig. 1—7 *Sy. Gl.*), oder um mich in Zahlen auszudrücken: über ein Gebiet von ca. 160 Querschnitten, deren jeder die Dicke von  $10 \mu$  misst. Diese Zellen sind also füglich nicht zu übersehen. Es ist freilich wahr, dass sowohl an den Nierenausführungsgängen, wo dieselben isolirt verlaufen, wie auch an der Basis des Penis viele Schnitte ohne Ganglienzellen gefunden werden; dafür aber hat man zwischen diesen beiden Extremen, also etwa auf einer Strecke von 100 Querschnitten, keinen einzigen, der nicht wenigstens 3—4 Ganglienzellen getroffen hätte, dagegen aber viele, wo man zwischen 30—10 findet. Die meisten liegen dicht unter den Afterflossenmuskeln, über den Nierengängen, ferner außen von der parietalen Wand der Peritonealhöhle, wiederum den Muskeln angelagert; etwas weniger zahlreich findet man sie in den Scheidewänden zwischen den beiden Nierengängen und zwischen Nierengang und Peritonealhöhle. Oberhalb des Darmrohres sieht man nur selten eine, auf den übrigen Theilen seiner Peripherie habe ich überhaupt keine wahrgenommen. Dieser Verbreitungsbezirk der Ganglienzellen lässt sich leicht und bequem auf Sagittalschnitten verificiren.

Über die Structur der Ganglienzellen bin ich einstweilen nur im

Stande eine annähernde Beschreibung zu geben, wie sie sich aus Schnittpräparaten, nicht aus Macerationspräparaten gewinnen lässt. So vermag ich vor der Hand also kein Gegenstück zu den vortrefflichen Untersuchungen FREUD's zu geben, der uns die Spinalganglien in so umfassender und sorgfältiger Weise kennen gelehrt hat. Indess ist es hier auch weniger wichtig, das zu thun: worauf es hauptsächlich ankommt, ist, die Structur der vorliegenden sympathischen Ganglienzellen mit der zu vergleichen, welche die Zellen der Spinalganglien erkennen lassen, und da beide dieselbe technische Behandlung erfahren haben, so wird der Befund immerhin die eine Frage entscheiden können, ob beide Ganglienzellenarten von einander abweichen oder nicht.

Es ist nun von Wichtigkeit festzustellen, dass ein wesentlicher Unterschied zwischen beiden Zellenarten nicht nachgewiesen werden kann, weder in der Größe des Zelleibes noch des Kerns, weder in der Beziehung der von den Zellen ausgehenden Nervenfasern, noch in dem Vorhandensein und der Beschaffenheit einer distincten Hülle. Es mag vielleicht zugegeben werden, dass die Zellen der Spinalganglien eine größere Plasmafülle aufweisen (Taf. 15 Fig. 8), als die sympathischen, und dass die letzteren auch einen kleineren Kern besitzen, doch ist dies nicht auffallend, zumal wenn man sich erinnert, dass die Zellen der Spinalganglien von sehr verschiedener Größe sind, worüber FREUD sehr genaue Mittheilungen gemacht hat, die auch auf Schnittpräparaten nicht schwer zu bestätigen sind.

Besonderes Interesse muss sich aber an die mit größter Deutlichkeit wahrnehmbare Hülle der sympathischen Ganglienzellen (Taf. 15 Fig. 5, 11—13) knüpfen, da sie mit aller nur wünschenswerthen Genauigkeit die Hülle nachahmt, welche für die Zellen der Spinalganglien so charakteristisch ist. Ich muss bei dieser Gelegenheit eine Angabe FREUD's berichtigen. Derselbe sagt l. c. pag. 105: »in solchen [nämlich Schrumpfungs-] Fällen ist natürlich die Kapsel der Zelle besonders deutlich zu sehen. Kerne in derselben sind selten.« Offenbar haben die Behandlung mit Goldechlorid und die vorher erforderlichen Processe FREUD zu dieser nicht richtigen Angabe veranlasst. Bei der Behandlung mit Sublimat und Alkohol bleiben sowohl die Membran, als auch die in ihr liegenden höchst zahlreichen Kerne mit größter Deutlichkeit erhalten, und man kann bei großen Spinalganglienzellen mit Leichtigkeit 10—20 Kerne in der Membran zählen, während die Zahl der Kerne in der Membran der sympathischen Zellen 6—14 beträgt. In der Structur und dem Verhältnis zum Zellenleibe der Ganglien besteht indess kein Unterschied.



Die Nervenfasern, welche aus den sympathischen Ganglienzellen abgehen, erscheinen nicht anders, als die aus den Spinalganglien abgehenden. Sie sind schmal und, so weit es mir hat gelingen wollen, sie in dem Gewirre von Gewebe zu erkennen, mit deutlicher Scheide versehen. Es ist aber nicht leicht, sie auch nur eine kleine Strecke weit zu verfolgen, weil sie fast immer bedeckt und durchkreuzt werden von anderen Fasern, die unverhältnismäßig breiter sind, als die eben beschriebenen (Taf. 15 Fig. 5). Es ist durch FREUD festgestellt worden, dass es außer den von den Ganglienzellen abgehenden Nervenfasern in jedem dorsalen Spinalnerven auch sog. durchgehende Fasern giebt, die direct aus dem Rückenmarke stammen und sich dem sensiblen Nerven beimischen. FREUD sagt von ihnen l. c. pag. 115: »Die durchtretenden Fasern sind von sehr verschiedener Stärke. In den meisten Wurzeln begegnet man 1—4 sehr breiten Fasern, welche ein besonders günstiges Object zur Demonstration der durchgehenden Fasern geben und ihrer Breite wegen auf der Pia mater und im Rückenmark kenntlich bleiben. Sie sind weniger dick als breit, bandförmig, oft feingekörnt, mit zahlreichen kleinen randständigen Kernen besetzt und färben sich intensiver als andere Nervenfasern. Sie sind breiter, als die Fasern der vorderen Wurzeln. Die größere Zahl der Fasern [nämlich der durchtretenden] ist schmaler und drehrund; von solcher Art sind auch die Zellenfasern oder Fortsätze der Spinalganglienzellen.« Es ist mir der Gedanke gekommen, ob vielleicht die überaus breiten Fasern des sympathischen Geflecht mit diesen breiten durchgehenden Fasern irgend etwas zu thun haben könnten, und es wäre vielleicht der Mühe werth, darauf hin diese Gebilde zu untersuchen, wie sie denn überhaupt eine histologische Bearbeitung in mehr als einer Beziehung sehr zu verdienen scheinen. Es ist indessen wohl wahrscheinlicher, die großen, cylindrischen, breiten Fasern nicht mit diesen von FREUD beschriebenen sensiblen Fasern in Beziehung zu bringen, vielmehr sie für Abkömmlinge der vorderen Spinalnerven zu halten, denn sie scheinen an mehr als einer Stelle in directem Zusammenhange mit Spinalnerven zu stehen (Taf. 15 Fig. 1 *Sp.N.*).

Um diesen Zusammenhang nachzuweisen, muss man sowohl Sagittal- wie Querschnitte zu Rathe ziehen. Keines dieser Systeme für sich allein kann darüber vollkommenen Aufschluss geben. Auf Querschnitten bemerkt man, wie von den ventralen Ästen der sensiblen eben so wie der motorischen Nerven, welche hinter den Nierenkanälen gelegen sind, dicke Faserbündel sich abzweigen, den

oben beschriebenen Lymphraum in derselben Weise schräg durchsetzen, wie es vorhin von den Arterien angegeben ward, um dann mit breiter Ansatzstelle an die Afterflossenmuskeln zu gelangen und sich in theils gestreckten, theils gewundenen, oft deutliche Theilungen aufweisenden Bahnen zwischen die Musculatur, die Nierengänge, die Peritonealwandung etc. zu vertheilen. Da aber auf Querschnitten diese Stränge, wo sie durch den Lymphraum hindurchtreten, sehr leicht zerreißen, der Querschnitt auch selten den ganzen Strang durchschneidet, so ist es sehr empfehlenswerth den Befund auf Sagittalschnitten zu vervollständigen. Man gewahrt dann, dass sowohl sensible wie motorische Spinalnerven an dem sympathischen Geflecht Theil nehmen und erkennt, dass die gewaltigen breiten Fasern wohl von den letzteren stammen, dagegen die Ganglienzellen mit ihren schmalern Fasern den sensiblen Spinalnerven ihren Ursprung danken. In letzterer Beziehung ist es wichtig, festzustellen, dass Ganglienzellen sich mitten auf dem Laufe des ventralen Astes der sensiblen Fasern eingeschaltet finden (Taf. 15 Fig. 14), ja, dass sie sich sogar in mehrfacher Zahl an der nahezu ventralen Seite der Peritonealwandung auffinden lassen, wo bereits sensible und motorische Fasern sich durchkreuzen, also im Kleinen das Bild wiederholen, welches das sympathische Geflecht im Großen bietet. Es ist nicht uninteressant, dass sich an einem solchen durchaus ventral gelegenen Theil eines sensiblen Nerven nicht nur gewöhnliche Ganglienzellen finden, sondern auch solche, welche drei bis vier große, deutliche Kerne enthalten (Taf. 15 Fig. 6) — offenbar einer Zelle entsprechend, die im Begriff ist, Tochterzellen aus sich hervorgehen zu lassen. An anderen Stellen sieht man mitten in einem bindegewebigen Septum, welches den Lymphraum durchsetzt, ganz kleine Ganglienzellen, die an Größe kaum die Blutkörperchen übertreffen. Auf Sagittalschnitten ist es dann auch sehr leicht, die großen motorischen Fasern in beträchtlicher Ausdehnung zu verfolgen, ihre gelegentlichen Theilungen festzustellen und zu constatiren, dass ihr Durchmesser oft den der Vertebralarterienäste übertrifft. Hat man einmal diese Fasern in der flächenhaften Ausdehnung gesehen, so erkennt man sie auch leicht wieder auf den Querschnitten, wo man erst versucht ist, sie ihrer Größe halber für durchschnittene Blutgefäße zu halten.

Ich beschränke mich einstweilen auf diese Angaben, möchte aber nicht unterlassen, darauf hinzuweisen, ein wie glänzendes Material dieses sympathische Nervengeflecht für den Histologen darstellt, und wie es gewiss einer macerirenden Untersuchung gelingen wird, die

hier gegebenen, mehr topographisch-anatomischen Angaben auf das Wesentlichste zu vervollständigen.

Das Vorstehende bezieht sich, wie ich schon oben sagte, ausschließlich auf geschlechtsreife *Petromyzon*-Männchen, die in der Peritonealhöhle Milliarden von Spermatozoen erkennen lassen, also noch nicht in die Involutionsperiode eingetreten sind, in welcher die Gewebe einer allmählichen Entartung verfallen.

Es wird nun wichtig sein, hiernit zu vergleichen, was sich bei ausgewachsenen *Ammocoetes* findet und danach weiter rückwärts zu gehen, um über den Zeitpunkt und die Modi der Entstehung dieses ganzen sympathischen Geflechts ins Klare zu kommen.

Zuvörderst bedarf es wiederum einer topographisch-anatomischen Schilderung der Verhältnisse, die sich um After, Nierengänge und Leibeshöhle finden — Verhältnisse, die in auffallender Weise von denen, die ich oben von *Petromyzon* geschildert habe, abweichen.

Während man nämlich bei *Petromyzon* hinter dem After die Geschlechtsöffnung trifft, die, ohne Vermittelung leitender Gänge, die Geschlechtsproducte, welche frei in der Leibeshöhle sich finden, nach außen entleert, begegnet man nichts dergleichen selbst bei dem ausgewachsenen *Ammocoetes*. Erinnern wir uns aber, dass durch den einem Porus abdominalis gleichwerthigen Penis des *Petromyzon* auch die Nierenproducte nach außen geführt werden konnten, da die Nierenausführgänge in die verengerte Peritonealwandung so weit hinten einmündeten, dass ein Querschnitt durch diese Körperregion noch nicht die Hinterwand des Afters traf — so werden wir fragen müssen, wie denn die Nierengänge sich bei *Ammocoetes* verhalten? Die Antwort ist auffallend genug: bei *Ammocoetes* besteht eine Cloake, d. h. die Nierengänge münden nicht in die Peritonealhöhle, sondern in den Afterdarm. Während es also bei *Petromyzon* eine Anal- und eine Urogenitalspalte giebt, zeigt *Ammocoetes* nur eine Uro-Anal-spalte<sup>1</sup> — gar keine Genitalspalte (Taf. 13 Fig. 1—11).

Oben ward ferner ein großer Lymphraum beschrieben, welcher

<sup>1</sup> In seinem »Lehrbuch der Entwicklungsgeschichte« pag. 266 sagt O. HERTWIG, dass die Ausmündung des Urnierenganges an dem Bauchporus der *Petromyzonten* sich als ein Rest ursprünglicherer Zustände erhalten habe. Durch die hier geschilderten Verhältnisse bei *Ammocoetes* lässt sich eine solche Auffassung nicht aufrecht halten, denn *Ammocoetes* zeigt die Urnierengänge in Verbindung mit dem Enddarm; erst bei der Verwandlung löst sich dieser Zusammenhang und bildet sich der Porus abdominalis aus. Welche physiologischen Motive diese Veränderung herbeiführen, bedarf wohl erst weiterer Beobachtungen.

die gesammten Eingeweide, incl. die Peritonealhöhle umgab, und sogar den großen Afterflossenmuskel einschloss. Von diesem Lymphraum ist bei *Ammocoetes* nichts zu sehen, es sei denn wir betrachten ein aus der großen Analvene nach unten steigendes und sich zu unregelmäßigen Bluträumen erweiterndes Gefäß als den Anfang dieses Lymphraumes. Von dem Afterflossenmuskel ist ebenfalls nichts zu sehen, während die beiden Afterlappen, welche ich als Reste einer Beckenflosse aufgefasst habe, in beträchtlicher Ausdehnung bestehen.

Der Afterdarm wird bei *Ammocoetes* eben so wie bei *Petromyzon* in seiner Lage erhalten durch ein von faserigem Bindegewebe gebildetes, von der großen centralen Vene herabsteigendes Septum, welches den Darm umgiebt und ihn unten an die Körperwand befestigt. Zu beiden Seiten dieses Septum findet sich der ganze Raum zwischen ihm und der Myotommuskulatur, ja zwischen dieser und der Leibeshöhle durch großmaschiges hyalines Zellgewebe ausgefüllt, das auch auf der dorsalen Körperhälfte alle übrigen Organe umgiebt. Dieses Zellgewebe zeigt ziemlich große, scheibenförmige, runde Kerne, die man am ehesten wohl mit kleinen Ganglienkernen vergleichen könnte. Je jünger der *Ammocoetes* ist, um so mehr körnigen und vacuolenreichen Inhalt hat dies Zellgewebe, während es bei ausgewachsenen nur selten ein Gerinnsel in seinen großen Maschen erkennen lässt. Alle Nerven, alle Blutgefäße sind von demselben dicht umgeben.

Wie verhalten sich nun bei diesen, in so wesentlichen Beziehungen von den Zuständen des *Petromyzon* abweichenden Verhältnissen des *Ammocoetes* die Nerven? Finden sich bereits jene sympathischen Ganglienzellen? Finden sich die colossalen motorischen Fasern?

Dem oberflächlichen Beschauer erscheint es, als sei von alledem bei *Ammocoetes* noch nichts vorhanden. Querschnitte, auf denen man mit einem Schlage 20 durchschnittene Ganglienzellen sieht, Längsschnitte, auf welchen Nervenfasern lägen, die einen größeren Durchmesser als Vertebralarterien darböten — nichts wird davon gefunden.

Der sorgfältigere Beobachter findet aber bald in dem Septum, welches den Afterdarm an die große centrale Vene heftet, vereinzelte Zellen, die unzweifelhaft Ganglienzellen vorstellen (Taf. 13 Fig. 5—8 *Sy. Gl.*). Selten liegen zwei dieser Zellen neben einander, meist sind sie durch die Stränge des Septum beträchtlich von einander geschieden. In der Größe sind sie von Spinalganglienzellen in demselben Verhältnis oder noch mehr verschieden, als die sympathischen Zellen des *Petromyzon* von seinen Spinalganglienzellen es sind. Was die Frage nach einer eigenen Membran betrifft, so exi-



stirt eine solche ohne Zweifel, und immer erkennt man mit größter Deutlichkeit an dieser Membran wenigstens einen, oft genug aber zwei bis drei Kerne. Freilich besitzen die Spinalganglienzellen des ausgewachsenen *Ammocoetes* schon eben so deutliche, mit einer großen Zahl von Kernen ausgestattete Membranen, und in dieser Beziehung weichen unzweifelhaft die sympathischen Ganglienzellen des *Ammocoetes* wesentlich von denen des *Petromyzon* ab (Taf. 15 Fig. 12, 13). Aber keinesfalls darf man sie als membranlos bezeichnen. Keine einzige habe ich beobachtet, an der nicht ein deutlicher Kern der Membran zu erkennen gewesen wäre.

Solche sympathische Ganglienzellen habe ich nun sowohl über der Afterwandung, wie an den Verbindungsstellen zwischen Darm und Nierenausführungsgängen gefunden. Sie sind an dieser ganzen Strecke weder selten noch häufig. Man findet sie aber auch, wenn ich mich nicht täusche, noch weiter am Darm hinauf im Innern derjenigen Bildung, welche die Spiralklappe des Selachierdarmes repräsentirt. Dort befinden sich manchmal ähnliche Zellen sogar in größeren Gruppen, d. h. hinter einander gelagert, in der Nähe des Darmepithels, mitunter erkennt man auch einzelne mitten in dem Parenchym der eingewucherten Mesodermmasse zwischen den Zellen derselben und den Blutkörperchen, ja auch außen auf der den Darm umgebenden Bindegewebshülle habe ich sie vereinzelt wahrgenommen. Sie färben sich hier freilich weniger intensiv als in der Aftergegend, auch wird es nicht so leicht, an ihnen eine Membran mit Kernen zu beobachten: ich glaube aber doch behaupten zu dürfen, dass eine solche besteht, und habe fast immer neben oder über dem eigentlichen Kern der Ganglienzelle einen zweiten Kern angetroffen, den ich der Hülle zuschreibe.

Die Nervenfasern zu erkennen ist mir noch schwerer geworden, als die Ganglienzellen aufzufinden. Es scheint mir aber, dass gewisse Fasern, welche sich quer durch die Bindegewebsfasern des Septum hindurch erstrecken und sich verzweigen, wohl als Nervenfasern angesprochen werden dürften (Taf. 15 Fig. 3), wiewohl es mir nicht gelungen ist, ihren Zusammenhang mit Spinalnerven nachzuweisen. Spinalnerven sieht man hier und da durch das hyaline Zellgewebe hindurchgehen, aber da sie noch sehr dünn sind und sich sehr schlecht färben, so ist es mir nicht gelungen, sie auf Querschnitten in ihrem Laufe zu verfolgen.

Bei halberwachsenen *Ammocoetes* verhält es sich durchaus ähnlich. Die Ganglienzellen finden sich in ähnlicher Lagerung, jede

mit einer Membran und einem Kern in derselben, außer ihrem eigenen größeren Kerne.

Über noch jüngere Stadien bin ich nicht im Stande, bestimmte Angaben zu machen. Die zu meiner Verfügung stehenden Schnitte von 3 Centimeter langen *Ammocoetes* sind nicht fein genug, und bei aus dem Ei gezüchteten Larven vermag ich für diese Fragen keinen Gewinn zu ziehen.

Das Vorstehende weicht nun in sehr wesentlicher Beziehung von dem ab, was JULIN über seine Entdeckung des Sympathicus berichtet. Zwar hat er nur über *Ammocoetes*, nicht über *Petromyzon* gearbeitet, und aus der obigen Schilderung geht hervor, dass die Unterschiede nicht nur graduelle, sondern zum Theil essentielle sind. So über die Beziehung des Darmes zu den Nierengängen, der letzteren zur Peritonealhöhle etc.

Immerhin muss ich es bestimmt aussprechen, dass es mir weder bei *Ammocoetes* noch bei *Petromyzon* gelungen ist, die von JULIN als oberflächliche sympathische Ganglien bezeichneten Körper zu entdecken. Dies kann durchaus meine Schuld, resp. die Schuld meiner Präparate sein. Indessen kann ich ein Bedenken nicht unterdrücken. Es ist mir gelungen, die Ganglienzellen über dem Afterdarm und in der Nähe der Nierengänge zu finden — ja ich bin zuversichtlich über ihre Structur, besonders was das Vorhandensein einer Hülle und eines resp. zweier Kerne in derselben anlangt. JULIN leugnet diese Hülle und ihre Kerne: haben wir etwa Verschiedenes vor Augen gehabt? Dieselben Ganglienzellen, welche bei *Ammocoetes* über dem Afterdarm liegen und nur einen oder höchstens zwei Hüllkerne zeigen, finden sich in sehr viel größerer Gestalt mit zahlreichen Kernen in einer überaus deutlich wahrnehmbaren doppelt-contourirten Hüllmembran bei *Petromyzon*, und lassen keinerlei andere als nur graduelle Verschiedenheiten von den Zellen der Spinalganglien erkennen. Nach JULIN sollen die tiefen sympathischen Ganglienzellen durchaus dieselbe Structur aufweisen, wie die oberflächlichen; es ist somit erlaubt zu vermuthen, dass die letzteren dann auch dieselben Veränderungen durchzumachen haben werden, wie die ersteren. Aber auch bei *Petromyzon* ist es mir nicht gelungen, auch nur eine Spur dieser oberflächlichen Ganglienreihe zu finden, während es ein Leichtes ist, jene Ganglienmasse zwischen Darm und Uroperitonealraum zu finden. Sollten diese Ganglien bei *Ammocoetes* angelegt werden, um nachher bei *Petromyzon* zu verschwinden?

Ferner: so weit unsere bisherigen Kenntnisse über den Ursprung der sympathischen Ganglien, z. B. bei Selachiern gehen, nehmen wir für erwiesen an, dass sie einer Abspaltung von den Spinalganglien ihren Ursprung danken; die Angaben BALFOUR's und ÓNODI's kann ich nach eigenen Untersuchungen durchaus bestätigen. Wir sind zweifelhafter über die Herkunft der visceralen sympathischen Ganglien. Sind aber die sympathischen Ganglien ein ausschließliches Product der Spinalganglien, wie kommt es, dass JULIN oberflächliche sympathische Ganglien nicht nur im Zusammenhang mit den dorsalen Spinalnerven sondern auch mit den ventralen findet? Woher stammen dann diese letzteren? Bekanntlich findet man auf dem ganzen Verlaufe der aus den ventralen Wurzeln hervorgehenden motorischen Nervenfasern keine Ganglienzellen, und wenn man derlei an den frühesten Stadien der Selachier dicht an ihrer Austrittsstelle wahrzunehmen geglaubt hat, so ist die Bedeutung dieser Zellen noch keineswegs festgestellt<sup>1</sup>. JULIN legt beträchtliches Gewicht auf seine

<sup>1</sup> Ich habe mich eingehend mit den Fragen der Nervenentstehung bei Selachiern beschäftigt und dabei eben sowohl die motorischen wie die sensiblen Wurzeln berücksichtigt, auch die Entstehung der sympathischen Ganglien und des Grenzstranges in den Kreis meiner Untersuchungen gezogen. Die Ergebnisse derselben gedenke ich in extenso später mitzutheilen. Hier möchte ich nur aussprechen, dass ich nicht im Stande war, die Betheiligung der motorischen Nerven an dem Aufbau der sympathischen Ganglien zu beobachten, vielmehr eine solche so weit in Abrede stellen muss, als daran gedacht werden könnte, dass auch die motorischen Nerven Ganglienzellen in die sympathischen Ganglien lieferten. Was VAN WIJHE kürzlich als Ganglien der ventralen Wurzeln beschrieben hat, könnte vielleicht so gedeutet werden, allein, so weit ich sehen kann, fehlt ein entscheidendes Kriterium zur Beurtheilung der Natur und Herkunft dieser anscheinenden Ganglien. Denn, obschon ich sehr geneigt bin, den Eintritt von Medullarzellen in die ventralen Wurzeln zuzugeben, so kann ich doch BALFOUR und seinen Nachfolgern nicht Recht geben, die ohne Weiteres die spindelförmigen Zellen, welche frühzeitig den hervorwachsenden ventralen Nerven sich an- und einlagern, für Nervenzellen halten. Ich bin im Gegentheil geneigt, diese spindelförmigen Zellen mit HIS u. A. für Mesodermelemente anzusehen. Aber außer diesen spindelförmigen Zellen begeben sich aus dem Medullarrohre Zellen in die ventralen Wurzeln, wie ich aus einer Anzahl von Präparaten von *Pristiurus*, *Scyllium*, *Mustelus*, *Torpedo* und *Raja* entnehme. Was diese Zellen für den Aufbau des Nerven bedeuten, habe ich bislang nicht festzustellen vermocht. Es ist nicht undenkbar, dass aus ihnen die Neuroglia-scheide sich aufbaut, die neueren Forschungen zufolge die Nervenfasern umgeben soll. Dass aber auch unzweifelhafte Ganglienzellen sich im motorischen Nerven vorfinden, beweisen die Befunde am Oculomotorius, der, wie ich den neuerdings noch von HIS geltend gemachten Zweifeln (Die morphologische Betrachtung der Kopfnerven. in: Arch. Anat. Phys. Anat. Abth. 1887. pag. 421) gegenüber festhalten muss, eigene Ganglien bildet. Diese Ganglien entstehen erst am

Entdeckung der mit den motorischen Nerven in Zusammenhang stehenden sympathischen Ganglien und glaubt dadurch bewiesen zu haben, dass eine ähnliche Trennung der beiden Kategorien von Nervenfasern für das sympathische System bestehe, wie für das spinale. Dass es zu einer solchen Scheidung der motorischen Ganglien gar nicht bedürfe, scheint er übersehen zu haben. Also woher die Ganglien der motorischen Nerven? JULIN sagt selbst l. c. pag. 201: »L'étude du développement démontrera si réellement ces plexus nerveux viscéraux naissent d'une façon indépendante du système central, comme le soutient ONODI,« scheint also zu bezweifeln, dass die visceralen Ganglienzellen einen anderen Ursprung haben, als die des Grenzstranges. Wenn aber doch, wie JULIN ausdrücklich und mit besonderem Nachdruck hervorhebt, kein Grenzstrang existirt — wesshalb JULIN denn auch behauptet, »il est évident que la disposition du système nerveux sympathique, réalisée chez l'*Ammocoetes*, est une disposition primordiale« —, wie kommen dann die sympathischen Ganglien an die ventralen Wurzeln? Es wäre denkbar, dass jedes sympathische Ganglion, das nach der Weise derjenigen der Selachier sich von den Spinalganglien abtrenne — wobei freilich niemals eine Continuitätstrennung stattfindet, da die betreffenden Zellen durch ausgezogene Nervenfasern ihre Verbindung mit den Spinalganglien festhalten — sich nochmals trenne, und die eine Portion in den Bereich der motorischen Fasern gerathe, aber es bliebe

Oculomotorius, nachdem derselbe sich schon mit seiner Terminalplatte an die Muskelzellen der vordersten Kopfhöhle angeschmiegt hat, und es ist sehr charakteristisch, dass sie an dem Nerven entlang zu wandern scheinen. Man findet solcher Ganglien eine ganze Reihe an Embryonen, die etwa dem BALFOUR'schen Stadium *N* u. ff. entsprechen. Am deutlichsten zeigt sich das bei den Embryonen von *Mustelus* und *Raja*, aber auch *Scyllium*, *Pristiurus* und *Torpedo* zeigen sie. Ich werde darüber ausführlich an anderer Stelle handeln. Diese Ganglien für »sympathische« zu erklären, hat keinen Sinn, denn die sympathischen Ganglien der Selachier sind zweifellos Theilstücke der Spinalganglien und stehen offenbar ursprünglich zu den großen Gefäßen des Körpers in functionellen Beziehungen (vgl. auch HIS a. a. O. pag. 413). Eben so wenig darf man diese Ganglien des Oculomotorius mit dem Ganglion ciliare verwechseln, welches unzweifelhaft als vorderstes Hirnganglion entsteht und sich an das Ectoderm anlegt, wie alle übrigen Hirnganglien. Auch auf dem Verlaufe des Trochlearis habe ich eine vorübergehende Ganglienbildung constatiren können. Diese Ganglienbildung des Oculomotorius und Trochlearis ohne Weiteres mit den supponirten Ganglien der motorischen Spinalnervenzwurzeln auf eine Stufe zu stellen, wie es VAN WIJHE versucht, scheint mir indessen nicht gerechtfertigt — die Sonderstellung der Augenmuskelnerven wird im Gegentheil dadurch eher noch stärker betont. Doch darüber an anderer Stelle mehr.



dann doch wahrscheinlich, dass die verbindenden Fasern erhalten würden, und es wäre selbst dann noch schwer zu begreifen, wie die motorischen Fasern sich mit den dem ursprünglichen sensiblen Ganglion entnommenen Ganglienzellen verbänden.

Das Vorstehende hatte ich während eines Sommeraufenthaltes in den kärnthnerischen Alpen niedergeschrieben, als mir von Neapel die Nummern 257 und 258 des 10. Jahrganges des Zoologischen Anzeigers zugesandt wurden, in welchen ED. VAN BENEDEN unter dem Titel »Les Tuniciers sont-ils des Poissons dégénérés? Quelques mots de réponse à DOHRN« von Neuem dieselben Argumente zusammenstellt, die schon in den »Recherches sur la morphologie des Tuniciers« par E. VAN BENEDEN & CH. JULIN und in den oben citirten vorläufigen Mittheilungen JULIN's ausführlich dargelegt und von mir in der XII. und in der vorliegenden XIII. Studie detaillirt bekämpft resp. widerlegt worden sind. Bei meiner Rückkehr nach Neapel fand ich dann die ausführlichere Arbeit JULIN's vor<sup>1</sup>.

Was zunächst letztere betrifft, so bietet sie im Allgemeinen wenig mehr, als was schon in den vorläufigen Mittheilungen enthalten war, über die oben bereits meinerseits gehandelt ist, zumal der größte Theil dieser letzteren wörtlich in der ausführlicheren Arbeit JULIN's abgedruckt ist. Wesentlich neu ist nur ein Abschnitt über das Arterien- und Venensystem, eben so wie über die Spinalnerven des *Ammocoetes*, was uns aber hier nicht zu beschäftigen braucht, und eine Reihe ziemlich schematischer Abbildungen auf Taf. 21—23, welche die Angaben des Textes zu erhärten bestimmt sind.

Indessen will ich doch noch einmal, mit der Feder in der Hand und Seite für Seite, auch diese letzte Arbeit JULIN's durchgehen und diejenigen Bemerkungen hier niederlegen, welche in den obigen Erörterungen nicht bereits vorweggenommen sind.

Dabei stoße ich l. c. pag. 779 auf die Äußerung: »Je ne terminerai pas ce chapitre sans insister tout particulièrement sur la disposition et l'origine, que j'ai mentionnées, des artères nourricières du corps thyroïde, ces faits ayant une grande importance au point de vue de la signification morphologique de cet organe.«

Diese Äußerung ist darum wesentlich, weil JULIN hier die von

<sup>1</sup> Recherches sur l'appareil vasculaire et le système nerveux périphérique de l'*Ammocoetes* (*Petromyzon Planeri*). in: Arch. Biol. Tome 7. pag. 759—902. Taf. 21—23.

ihm beschriebenen Thyreoidarterien »des artères nourricières« nennt, also nicht bedacht hat, dass Zweige der Branchialarterien, bevor sie nicht den Lauf durch die Kiemenblättchen gemacht haben, nicht Nutritionsarterien der Thyreoidea werden können. Auf Taf. 23 Fig. 1 werden diese »artères nourricières du corps thyroïde« wirklich abgebildet. Es ist da nämlich ein Querschnitt gezeichnet worden, für dessen Verständnis l. e. pag. 897 bemerkt wird: »Coupe transversale pratiquée au niveau du 4<sup>e</sup> ganglion spinal, dans la région branchiale. Nous avons en réalité réuni sur cette figure, plusieurs coupes voisines, de sorte que cette image est la combinaison d'une dizaine de coupes voisines, afin d'indiquer dans toute leur étendue le trajet des vaisseaux et des nerfs.«

Ich wiederhole noch einmal: Ein Gefäß, wie es diese Abbildung mit den Buchstaben *A. th.* (Art. thyreoidea) bringt, existirt nicht, und kein Befund auf Quer- oder Längsschnitten, wenn dieselben gut ausgeführt sind, kann dazu berechtigen, eine solche Abbildung zu geben. Weder geht eine solche Arterie aus den primären Branchialarterien nach unten ab, noch tritt sie in die Thyreoidea an der Stelle ein, wo JULIN ein deutliches Lumen in einer Weise zeichnet, als setze es sich in das Parenchym der Thyreoidea hinein fort. Wenn aber nicht eine einzige solche Thyreoidalarterie existirt, so existiren noch weniger fünf derselben, und darum beweisen diese vermeintlichen Arterien ganz und gar nichts für die metamerische Vasularisation der Thyreoidea.

Die wirklich bestehende Art. thyreoidea, nämlich den Ast der Branchialvene des vierten Kiemenbogens, welchen ich auf Taf. 11 Fig. 1—4 in Längs- und Querschnitten abgebildet und pag. 258 beschrieben habe, hat JULIN auch auf der eben besprochenen Abbildung mit keinem Striche angedeutet, sie also offenbar übersehen.

Auf pag. 779 seiner letzten Arbeit fährt JULIN dann fort: »Les seuls renseignements que nous possédions jusqu'à ce jour, concernant les artères thyroïdiennes, nous les devons à DOHRN, qui, dans sa VIII<sup>e</sup> étude dit que l'organe thyroïde reçoit son sang artériel d'une seule paire d'artères qu'il mentionne dès le début du développement.« JULIN führt dann Worte von mir an, welche indess mit keiner Silbe von der Ernährung der Thyreoidea handeln, sondern nur das sehr wichtige Factum beschreiben, das auch auf pag. 245 dieser Studie von Neuem beschrieben worden ist, nämlich die ursprüngliche Ausbildung des der Spritzlocharterie homologen vordersten Arterienbogens, und seinen Verlauf.

Es heißt weiter auf pag. 780 bezüglich dieses von mir beschriebenen Gefäßes: »En outre, si toutefois je comprends bien l'idée exprimée par DOHRN, ce ne sont pas ces vaisseaux qui amèneraient le sang artériel [?] dans les lamelles branchiales portées plus tard, chez l'*Ammocoetes*, par la première lame branchiale; mais le sang artériel serait amené par une artère branchiale secondaire fournie par chacune des artères branchiales primaires et située dans la première lame branchiale, en arrière de la branche terminale correspondante de l'artère branchiale primaire. Il en résulte que chez l'*Ammocoetes*, si l'opinion de DOHRN est exacte, nous devrions trouver en avant de la première fente branchiale deux artères, comme nous trouvons, chez les Sélaciens, deux artères en avant de la fente hyobranchiale: l'une de ces artères, antérieure par rapport à l'autre, constituerait la terminaison de l'artère branchiale primaire du même côté et serait homologue à l'artère thyroïdéo-mandibulaire des Sélaciens; l'autre, postérieure, constituerait l'artère branchiale secondaire de la 1<sup>re</sup> lame branchiale et serait homologue à l'artère hyoïdienne des Sélaciens. Cette manière de voir est en désaccord avec mes observations: je n'ai constaté, chez l'*Ammocoetes*, en avant de la 1<sup>e</sup> fente branchiale, qu'une seule artère émanant de l'artère branchiale primaire« etc. etc.

JULIN hat eben nur den ausgewachsenen *Ammocoetes* untersucht, und, überzeugt davon, dass weder meine Ableitung der Pseudobranchialrinne aus der entsprechenden Spritzlochtasche richtig sei, noch dass überhaupt ein vorderes Kiementaschenpaar existire, trotzdem auch SCOTT dasselbe beschrieb, hat er nicht bedacht, dass wenn eine Kiementasche zu Grunde geht oder zu anderen Functionen berufen wird, auch der zu ihr gehörige Branchialbogen abortirt, hat also den am Erwachsenen sich findenden ersten Branchialbogen bona fide mit dem von mir an der jüngsten Larve beschriebenen Gefäß identificirt.

Ich wende mich nun zu den Angaben über die Nerven des *Ammocoetes*, welche die ausführlichere Schrift JULIN's bringt. Der Verlauf des Facialis wird pag. 820 ff. abgehandelt, und fast mit denselben Worten, wie in der vorläufigen Mittheilung. Nur auf pag. 823 bemerkt JULIN: »FÜRBRINGER, WIEDERSHEIM et AHLBORN soutiennent que le nerf facial des Cyclostomes est exclusivement sensible. Il m'a été impossible de poursuivre jusque dans leurs dernières terminaisons les fins filets nerveux émanant des rameaux prétrématique et posttrématique du facial, chez l'*Ammocoetes*; mais il me paraît hors de doute que ces filets nerveux doivent être les uns sensibles

et les autres moteurs, les filets moteurs se terminant dans les muscles branchiaux, avec lesquels ils se trouvent en rapport. Je crois que l'opinion exprimée par FÜRBRINGER etc., sur la nature exclusivement sensible du nerf facial des Cyclostomes, n'est nullement démontrée; aucun fait ne s'oppose à ce que l'on admette que ce nerf est à la fois sensible et moteur, comme c'est le cas chez les Sélaciens. « Ich möchte hierzu bemerken, dass auch meiner Meinung nach die oben angeführten Autoren nicht im Rechte sind, den Facialis des *Ammocoetes* für einen ausschließlich sensiblen Nerven zu erklären, er ist sicherlich gemischt, wie bei den Selachiern. Jene Autoren haben die Muskeläste nicht gekannt, die JULIN richtig beschrieben hat (mit Ausnahme des sog. R. posttrematicus, der auf solchen Namen weder durch seinen Verlauf noch durch seine sonstigen Eigenschaften Anspruch hat); JULIN aber irrt, wenn er sich berechtigt glaubt, diesen Muskelästen nun seinerseits pêle-mêle auch sensible Fasern beigemischt sein zu lassen: den ausschließlich sensiblen Ast hat er nicht gesehen: er geht, wie oben beschrieben ist (pag. 248), in mächtigem Stamme an die Haut, homolog dem Mandibularis externus der Selachier, vielleicht der Chorda tympani der höheren Vertebraten.

Es folgt nun bei JULIN ein Abschnitt »Comparaison avec le nerf facial des Sélaciens«. JULIN erwähnt darin, dass aus dem Facialis »du côté dorsal«, zufolge den bisherigen Forschungen, entspringen: »1° le nerf ophthalmique superficiel, 2° le nerf buccal. Ces deux nerfs paraissent être exclusivement sensibles: VAN WIJHE pense même que la branche ophthalmique superficielle et le rameau buccal ne sont en réalité, qu'un seul nerf divisé dichotomiquement. Ce nerf, primitivement unique, est homologue, dans mon idée, à la portion terminale du nerf facial de l'*Ammocoetes*, à partir du point d'émergence du Rameau postérieur.«

Ob diese Hypothese VAN WIJHE's eine besonders begründete sei, lasse ich einstweilen dahingestellt: wer den Nervus buccalis und ophthalmicus superficialis in ihrer Entstehung verfolgt hat, wird die VAN WIJHE'sche Deutung für gezwungen halten und lieber abwarten, dass weitere Forschungen über die Urgeschichte des Wirbelthierkopfes diese beiden Nerven besser verstehen lehren. Auf Grund solcher Hypothese sie beide mit dem einen Nervenast des *Ammocoetes* zu homologisiren, scheint mir nicht zulässig. Vielmehr will mir scheinen, dass der N. ophthalmicus des *Ammocoetes* dem Ophthalmicus superficialis, der Ast aber, von welchem JULIN spricht, dem Buccalis gleichgestellt werden könnte. In diesem



Sinne, aber nicht in dem von JULIN adoptirten, ließe sich mit ihm sagen: »Bref, il me semble ressortir à l'évidence [?] de l'étude que j'ai faite du nerf facial de l'*Ammocoetes*, qu'il y a homologie complète entre lui et le nerf facial des Sélaciens.«

JULIN giebt dann eine längere Auseinandersetzung seiner Befunde über den Ursprung und Verlauf des Hypoglossus, Vagus und Glossopharyngeus. Bezüglich des ersteren wiederholt er seine Behauptung, dass er sich mit dem Lateralis verbinde, indem er sagt (pag. S34): »la branche dorsale . . . . se divise bientôt en deux rameaux, dont l'un, l'interne, très court, vient se continuer avec le nerf latéral par le côté externe de ce nerf et tout près de son origine.« Auf Taf. 22 Fig. 5 werden diese Verbindungen auch abgebildet, bei den Buchstaben *Bd* und *Bd*<sup>1</sup> findet man kurze Anastomosen zwischen diesen Hypoglossus-Ästen und dem Lateralis. Ich kann nur wiederholen, dass diese Äste nicht existiren.

Vom Glossopharyngeus heißt es weiter (l. c. pag. S35): »Au niveau du 1<sup>r</sup> sac branchial, il fournit un rameau interne, qui se comporte comme le rameau interne des trois premiers nerfs branchiaux proprement dits fournis par le pneumogastrique: ce rameau passe au-dessous des muscles branchiaux superficiel et profond près de leur extrémité supérieure et arrive ainsi sur le côté de la corde dorsale; là il pénètre dans la cloison formée par l'union des parties supérieures des bords internes des lames hyoïdiennes, et, arrivé dans cette cloison, il se bifurque en deux filets: l'un interne qui va fournir au corps thyroïde, c'est le premier nerf thyroïdien, l'autre, externe, qui va se perdre dans le bord interne de la lame hyoïdienne.«

Versuchen wir uns klar zu machen, auf welchem Wege dieser Ast des Glossopharyngeus überhaupt an die Thyreoidea gelangen kann. Die Thyreoidea ist bekanntlich mit dem Branchialdarm nur durch den schmalen Canal verbunden, welcher sich zwischen dem dritten und vierten Kiemensack findet. Was immer in das Innere der Thyreoidea gelangen soll, muss entweder hier durchpassiren, oder aber es muss von außen und unten an dieselbe gelangen. Wie sich nun JULIN den Verlauf der Thyreoideanerven vorstellt, oder vielmehr wie er sie beobachtet zu haben glaubt, ergiebt die Abbildung auf Taf. 23 Fig. 1, deren Zustandekommen wir schon oben erfahren hatten. Auf dieser durch das »Projiciren« von zehn Querschnitten erhaltenen Abbildung haben wir gerade den Verbindungscanal zwischen Thyroidealsack und Branchialdarm erhalten, und dort sehen wir, wie ein langer Nervenast dicht neben dem innersten Rande der betreffenden

Kiemenscheidewand, dicht neben den durch die Zeichnung ziemlich richtig wiedergegebenen kleinen Drüsenvertiefungen, die ich auf pag. 241 erwähnte, also auch dicht hinter dem Wimperreif des betreffenden Kiemenbogens von oben nach unten hinabsteigt, sich durch den schmalen Gang des Verbindungscanals zur Thyreoidea begiebt und in ihrem Inneren allmählich aufhört. Es ist eigenthümlich, dass JULIN diesen Nerven gerade an der Stelle zeichnet, wo nach meinen Untersuchungen die Arteria thyreoidea verläuft, die JULIN indessen nicht bemerkt und darum auch nicht gezeichnet hat. Ich meinerseits habe auf das Angestregteste nach diesem Nerven gesucht — aber mit durchaus negativem Erfolge. Immerhin wäre es möglich, dass ein solcher Nerv und auf dem in der Zeichnung angegebenen Wege in die Thyreoidea gelangen könnte. Ich nehme an, es sei zufällig, dass JULIN zur Darstellung des Verlaufs der Thyreoideanerven gerade diejenige Partie gewählt hat, welche den Verbindungscanal der Thyreoidea darstellt. Aber da fünf Thyreoideanerven bestehen sollen, deren erster von dem Glossopharyngeus abgegeben wird, so muss man sich natürlich die Frage vorlegen, auf welchem Wege denn diese in das Innere der Thyreoidea gelangen. JULIN beschreibt ihren Lauf folgendermaßen (l. c. pag. 541): »La branche interne pénètre dans la cloison formée par l'union des parties supérieures des bords internes des deux lames branchiales correspondantes; puis se divise en deux filets: l'un externe qui va se perdre dans le bord interne de la lame branchiale de son côté, et l'autre interne, qui va fournir au corps thyroïde, en se perdant dans la lame conjonctive qui sépare le lobe médian du lobe latéral correspondant de cet organe.«

Es ist sehr zu bedauern, dass die Phrase »qui va fournir au corps thyroïde« mehr eine Versicherung, als eine Beschreibung enthält. Den Eintritt dieser Nerven in die »lame conjonctive, qui sépare le lobe médian du lobe latéral correspondant« der Thyreoidea kann man nämlich nur auf eine Weise für möglich halten: alle diese Nerven müssten am Boden des Branchialdarmes convergiren und die vorderen nach hinten, die hinteren nach vorn gegen den Verbindungscanal hinlaufen, dort gemeinsam hinabsteigen, dann aber wieder aus einander fahren, um die Thyreoidea in ihrer ganzen Länge und noch dazu »métamériquement« zu innerviren. Nun habe ich schon zu bekennen gehabt, dass es mir nicht einmal gelungen ist, den einen abgebildeten Thyreoideanerven innerhalb dieses Canales aufzufinden, geschweige denn ein Bündel von fünf Nerven. Es muss also sehr bedauert

werden, dass JULIN uns ihren Verlauf nicht Schritt für Schritt geschildert, resp. auf »unprojicirten« Abbildungen klar gemacht hat. Bis dieser Anforderung genügt sein wird, darf man, dies glaube ich versichern zu können, die sämtlichen fünf Thyreoidenerven des *Ammocoetes* für apocryph halten und zu den fünf Thyreoidarterien desselben Autors gesellen.

Ehe ich nun das Gebiet der Branchialnerven an der Hand der neuesten Publication JULIN's verlasse, habe ich der noch einmal wiederholten Angabe ihres Verfassers zu gedenken:

»Le pneumogastrique fournit dans toute son étendue, non pas six nerfs branchiaux, destinés aux six dernières fentes branchiales, comme l'ont soutenu J. MÜLLER, BORN, SCHLEMM, D'ALTON et SCHNEIDER, mais cinq nerfs branchiaux destinés respectivement à l'innervation de chacune des cinq dernières fentes branchiales.« (pag. 841.)

Ich meinerseits muss nun allerdings die Angaben J. MÜLLER's etc. vollständig aufrecht halten. Ich will es aber nicht bei einer bloßen Behauptung bewenden lassen, sondern — eingedenk des Vorwurfes, der mir von den Herren VAN BENEDEN und JULIN früher gemacht worden (Recherches sur la Morphologie des Tuniciers pag. 456) — eine Abbildung geben (Taf. 11 Fig. 7), durch welche, da sie noch dazu von einem anderen Forscher, Herrn ED. MEYER, gezeichnet ist, wohl zur Genüge bewiesen wird, dass J. MÜLLER etc. richtig, JULIN aber falsch gezählt hat.

Aber dieser Fehler im Zählen scheint nicht bloß ein zufälliger und harmloser Rechenfehler, er hat eine weiter tragende Bedeutung. Bedenkt man nämlich, dass es sieben wirkliche Kiemenspalten bei *Ammocoetes* giebt — darüber lässt auch JULIN keinen Zweifel — und dass die zu ihnen gehörenden Branchialnerven an ihrer Hinterseite herabsteigen, so ergibt sich, dass sechs derselben — und zwar von hinten an gerechnet — durch Vagusäste versorgt werden, die vorderste siebente aber durch den Glossopharyngeus. Dieses einfache Rechenexempel hätte nun freilich einen dicken Strich durch die ganze VAN BENEDEN-JULIN'sche Behauptung machen müssen, wonach die erste wirkliche Kiemenspalte dem Spritzloch der Selachier etc. entspreche, denn zu dieser gehört bekanntlich als Branchialnerv der Ramus posttrematicus s. hyoideus des Facialis. Da nun aber, nach der JULIN'schen Entdeckung, es in der That der Facialis sein soll, welcher hinter der ersten definitiven Kiemenspalte des *Ammocoetes* als dazu gehöriger Ramus posttrematicus gefunden wird, so kam der belgische Autor in Verlegenheit, was er mit dem Glossopharyn-

geus und den sechs Vagusästen anfangen sollte. Und da sich nicht eine achte Kiemenspalte hinter der siebenten wirklich vorhandenen demonstrieren ließ, so musste der Vagus herhalten: ihm ward ein Ganglion und ein Ast rite amputirt!

Es folgt nun in der ausführlichen Arbeit JULIN's der Abschnitt über den N. lateralis; da er indessen den wörtlichen Abdruck der Vorläufigen Mittheilung bildet, die dasselbe Thema behandelt, so hätte ich meinen obigen Auseinandersetzungen nichts hinzuzufügen, müsste ich nicht ausdrücklich constatiren, dass die Abbildungen auf Taf. 22 Fig. 1 und Fig. 5, ferner auf Taf. 23 Fig. 3—5, welche die Anastomosen mit den Spinalästen betreffen, durchaus nicht dem Thatbestande entsprechen. Solche Äste, wie sie z. B. auf Taf. 23 Fig. 4 bei *N.Z.* abgebildet sind, vermag ich auch in keiner Weise als aus Verwechslungen resultirend zu verstehen — was JULIN zu diesen Zeichnungen Anlass gegeben hat, bleibt mir unerfindlich.

JULIN erörtert dann nochmals die Natur des N. hypoglossus bezüglich der Frage, ob er rein motorisch sei, oder gemischt, d. h. ob auch sensible Fasern in seinen Verlauf eintreten. Dabei gelangt er pag. 853 zu dem Schluss: »je suis plutôt porté à admettre que les deux sortes de racines se fusionnent dans le cours du développement ou sont fusionnés dès leur origine«. Ich verweise noch einmal auf die erwiesene Existenz des dem Gangl. lateralis dicht angelagerten Gangl. hypoglossi, wodurch auch diese Frage gelöst wird, ohne dass eine Verschmelzung der Wurzeln oder die Betheiligung des Vagus oder gar des Lateralis angenommen zu werden braucht.

Es folgt weiter ein längeres Capitel über die Spinalnerven, das uns hier nicht direct interessirt, und darauf der Abschnitt über den Sympathicus, der im Großen und Ganzen nur wiederholt, was schon in der Vorläufigen Mittheilung enthalten ist.

Den Schluss der ganzen Schrift macht dann ein Capitel, betitelt. »Conclusions et Considérations générales«, in welchem indessen pag. 884 ff. nur zwei Thesen erörtert werden: 1° »En tenant compte de leurs rapports anatomiques, les deux premières fentes branchiales de l'*Ammocoetes* et des poissons Cyclostomes en général, sont-elles homologues respectivement à l'évent et à la fente hyobranchiale des Sé-laciens?« und 2° »Le corps thyroïde de l'*Ammocoetes*, en tenant compte de ses rapports anatomiques, peut-il être considéré comme l'homologue d'une paire de fentes branchiales transformées?«

Diese beiden Thesen werden noch einmal die erste bejaht, die zweite verneint. Es ist nicht nöthig, dem gegenüber wiederum zu



recapituliren, was den Inhalt der vorliegenden Studie bildet. Wohl aber möchte ich darauf hinweisen, dass VAN BENEDEN sowohl wie JULIN ausgesprochenmaßen den anatomischen Befund der Innervation und Vascularisation der vordersten Kiemenspalten und des Hypobranchialsackes als entscheidend für die Beantwortung der oben erwähnten Thesen und damit für Recht oder Unrecht meiner Hypothese über die phylogenetische Stelle der Tunicaten erklärt haben. Ich habe nun Schritt für Schritt die JULIN'schen Argumente zurückgewiesen, habe, um ja nicht noch einmal den Vorwurf zu erfahren, keine beweisenden Abbildungen beigegeben zu haben, eine reichlichere Ausstattung dieser Studie mit Abbildungen veranstaltet, als es mir bisher erforderlich schien, und hoffe auf diese Weise auch Denjenigen ein Urtheil zu ermöglichen, die keine eigenen Studien über Anatomie und Entwicklung von *Petromyzon* gemacht haben.

### Erklärung der Abbildungen.

<i>A.</i>	Aorta.	<i>Car.ext.</i>	Carotis externa.
<i>Ac.</i>	Nervus acusticus.	<i>Car.int.</i>	Carotis interna.
<i>An.</i>	Anus.	<i>Ch.od.Ch.d.</i>	Chorda dorsalis.
<i>Ao.</i>	Aorta.	<i>Con.art.</i>	Conus arteriosus.
<i>Art.</i>	Arterie.	<i>D.</i>	Darm.
<i>Art.branch.</i>	Arteria branchialis primaria, durch Theilung aus dem Conus arteriosus hervorgehend.	<i>Ect.</i>	Ectoderm.
<i>Art.br.pr.</i>		<i>Ep.</i>	Epidermis.
<i>Art.br.</i>	Arteriae branchiales secundariae, die eigentlichen Kiemen-Arterien.	<i>Fac.</i>	Nervus facialis.
<i>Art.br.sec.</i>		<i>Ga.</i>	sympathische Ganglienzellen.
<i>Art.hyo.</i>	Hyoid-Arterie.	<i>G.Fac.</i>	Ganglion des Facialis.
<i>Art.hyoid.</i>		<i>G.Gloss.</i>	Gangl. des Glossopharyngeus.
<i>Art.thyr.</i>	Thyreoideal-Arterie.	<i>G.Lat.</i>	- - Lateralis.
<i>Art.vert.</i>	Vertebral- oder Intercoastal-Arterie.	<i>G.Lateral.</i>	
<i>Aug.</i>	Bulbus des Auges.	<i>G.Ophth.</i>	- - Ophthalmicus.
<i>Bi.G.</i>	blasiges Bindegewebe.	<i>G.Trig.</i>	- - Trigemini.
<i>Bi.S<sub>1</sub>.</i>	bindegewebiges Septum.	<i>G.Vag.</i>	- - Vagus.
<i>Bi.S<sub>2</sub>.</i>		<i>Gl.hyp.</i>	- - Hypoglossus.
<i>Bs.Pr.</i>	Pseudobranchialrinne.	<i>Gl.lat.</i>	- - Lateralis.
<i>Can.thyr.</i>	Canal, welcher die Thyreoidea mit dem Branchialdarm verbindet.	<i>Gl.N. sp.1.</i>	- - ersten Spinalnerven.
		<i>Gl.Ophth.</i>	- - Ophthalmicus.
		<i>Gl.sp.</i>	Spinalganglion.
		<i>Hyp.d.</i>	dors. Ast des Hypoglossus.

- Hyp.v.* ventr. Ast d. Hypoglossus.  
*Ki.Bl.* Kiemenblättchen.  
*K.Musk.* ventraler Längsmuskel unter dem Kiemenapparat.  
*Kn.* Knorpel des Kiemenapparates.  
*Kn.Kie.B.* knorpelige Kiemenbögen.  
*Kopfh.IIn.III* zweite u. dritte Kopfhöhle.  
*K.W.* Knickungswinkel des Velum.  
*L.* Leibeshöhle.  
*Lat.* Nervus Lateralis.  
*L.Kn.* Längsknorpel des Kiemenkorbes.  
*L.P.* Lumen des Penis.  
*Ly.* Lymphraum.  
*M.add.* Adductormuskel d. Kiemenbögen.  
*M.constr.* Constrictormuskel der Kiemenbögen.  
*Md.* } Medullarrohr.  
*Med.Rohr.* }  
*Mes.* Mesoderm.  
*Mu.* Afterflossenmusculatur.  
*Musc.* Urwirbelmusculatur.  
     n. sympathische Nerven.  
*N.acust.* Nervus acusticus.  
*N.fac.* - facialis.  
*N.fac.r.hyo.* Ramus hyoideus Nervi facialis.  
*N.gloss.* Nervus glossopharyngeus.  
*N.lat.* - lateralis.  
*N.mand.ext.* - mandibularis externus.  
*N.max.inf.* - maxillaris inferior.  
*N.opth.* - ophthalmicus.  
*N.sp.* - spinalis.  
*N.vag.* - vagus.  
*Ni.* Niere oder Nierengang.  
*Ni.Ca.* Nierenanäle.  
*Ohrbl.* Ohrblase.  
*Ohrkn.* Knorpelwandung ders.  
*Opt.* Nervus opticus.  
*P.* Penis.  
*Ps.Br.R.* Pseudobranchialrinne.  
*R.cut.max.* Ramus cutaneo-maxillaris.  
*R.hyo.fac.* - hyoideus Nervi fac.
- R.mand.ext.fac.* Ramus mandibularis externus Nervi facialis.  
*R.rec.fac.* Ramus recurrens facialis  
*S.Ga.* sympathische Ganglienzellen.  
*Sei.Org.* Seitenorgane.  
*Sept.* Septum zwischen Stomodaeum und Darm.  
*Sp.Art.* Spinalarterie.  
*Sp.Gl.* Spinalganglion.  
*Sp.N.* Spinalnerv.  
*Spr.Art.* Spritzlocharterie. (Auf Taf. 10 Fig. 1 ist fälschlich diese Bezeichnung gebraucht, wo es *Art. hyo.* Hyoidarterie heißen soll!)  
*Sptz.* Spermatozoenmasse.  
*Stom.* Stomodaeum.  
*Stom.T.* vordere Stomodaeum-Tasche.  
*Sy.Ga.* } sympathische Ganglienzellen.  
*Sy.Gl.* }  
*Sy.N.* - Nerven.  
*Thyr.* Thyrocoidea.  
*Tr.K.Ni.* Trichter der Kopfniere.  
*U.W.* Umschlagswinkel des Velum.  
*Urw.* } Urwirbelmusculatur.  
*Urw.Musc.* }  
*V.* Cardinalvene oder Vene.  
*Vag.I—VI.* Die 6 Ganglien des Vagus.  
*Vel.* Velum.  
*Ven.br.* } Vena branchialis secundaria I—VI.  
*Ven.br.sec.* }  
*Ven.l.* Seitenvene, welche aus den Branchialvenen Blut in die Carotis externa führt.  
*V.Kopfh.* vorderste Kopfhöhle.  
*W.N.sp.* Wurzel eines Spinalnerven.  
     x. oberer Muskelast des Facialis.  
*I—VIII.* Kiemenpalten, wobei *I*= der Pseudobranchialrinnepalte, *II*= der Hyoidpalte steht. Auf Taf. 10 Fig. 1 u. 2 muss statt *I, II* gelesen werden *II, III*.

## Tafel 10.

Fig. 1—4. Sagittalschnitte durch einen jungen *Ammocoetes* 7 Tage nach dem Ausschlüpfen aus dem Chorion. (In Fig. 1 u. 2 muss statt *I* u. *II* stehen *II* u. *III* und statt *Spr. Art.* muss stehen *Art. hyo.*) Diese Schnitte sind dazu bestimmt, die Lagerung der vordersten Kiemenspalten zu verdeutlichen mit Bezug auf die umliegenden Theile: Spritzlocharterie, Hyoidarterie, Nervus facialis, Nervus glossopharyngeus, Ohrblase und vordere Kopfhöhle.

Fig 5—13. Horizontalschnitte durch junge *Ammocoetes* 5—12 Tage nach dem Ausschlüpfen.

Fig. 5.	5	Tage	nach	dem	Ausschlüpfen.	} Diese drei Schnitte zeigen d. Spritzlochspalte noch als ausgestülpten Entodermsack, der auf Fig. 6 beinahe das Ectoderm berührt.
Fig. 6.	6	-	-	-	-	
Fig. 7.	7	-	-	-	-	
Fig. 8.	9	-	-	-	-	} Diese drei Schnitte veranschaulichen die Zurückziehung und Concentration der Zellen des Spritzloch-sackes.
Fig. 9.	9 <sup>1/2</sup>	-	-	-	-	
Fig. 10.	10	-	-	-	-	
Fig. 11.	11	-	-	-	-	} Diese drei Schnitte lassen die erneute Einstülpung der eigentlichen Pseudobranchialspalte erkennen, die ganz auf den Hyoidbogen hinaufrückt.
Fig. 12.	12	-	-	-	-	
Fig. 13.	13	-	-	-	-	

Man erkennt leicht in Fig. 5—7 die Spritzloch-Arterie (*Spr. Art.*) vor dem Spritzlochsack, eben so den N. maxillaris inferior (Fig. 8) vor und den durchschnittenen N. facialis (Fig. 8 u. 9) hinter dem Spritzlochsack, außen von der Hyoidarterie, wodurch die Natur der 1. Entodermausstülpung als Homologon des Spritzlochsackes der Fische festgestellt ist im Gegensatz zu den Deutungen JULIN'S und VAN BENEDEEN'S.

Fig. 14—16. Horizontalschnitte durch einen Vagus-Visceralbogen von einem 7, einem 12- und einem 20tägigen *Ammocoetes*.

## Tafel 11.

Fig. 1—3. Drei auf einander folgende Querschnitte durch den 4. Visceralbogen eines mittelgroßen *Ammocoetes*, um den Abgang der Arteria thyreoidea aus der 4. Kiemenvene zu erläutern.

Fig. 4. Sagittalschnitt (aus mehreren Schnitten componirt) mit etwas schematischer Darstellung der 6 vorderen Kiemenvenen. Aus der 4. Kiemenvene steigt die Thyreoidea-Arterie in die Thyreoidea hinab und sendet nach vorn und nach hinten je eine Haupt- und mehrere Nebenäste in dieselbe. Aus den ventralen Verlängerungen der 2. und 3. Kiemenvene geht die Carotis externa hervor und nimmt noch bei *Ven. l.* das Blut aus der Vena lateralis auf.

Fig. 5. Sagittalschnitt durch denselben *Ammocoetes*, um den Abgang der Kiemenerterien aus dem Conus arteriosus und der aus ihm durch Spaltung hervorgehenden sog. Arteria branchialis primaria zu zeigen. Aus keiner der Kiemenerterien geht ventralwärts irgend ein Gefäß zur Thyreoidea ab. Den Längsknorpel (*L. Kn.*) begleitet das venöse Längs-

gefäß (*Ven.l.*), gleichfalls ohne Äste an die Thyreoida abzugeben, ergießt sich vielmehr in die *Carotis externa*.

- Fig. 6. Componirter (aber nicht schematisirter) Sagittalschnitt durch einen 10 Tage nach dem Ausschlüpfen conservirten *Ammocoetes*, um die Lagerung der Kopfnerven um diese Zeit klar zu machen. Unter der Ohrblase liegt die Hyoidspalte (*II*), d. h. die vorderste der dauernden Kiemenspalten; vor ihr verzweigt sich der *Facialis*, hinter ihr steigt der *Glossopharyngeus* herab. Bei *Stom.* trifft der Schnitt die große *Stomodaeumtasche*, welche von dem *N. maxillaris inferior* und dem *N. maxillaris cutaneus* umgabelt wird.
- Fig. 7. Componirter (aber gleichfalls nicht schematisirter) Sagittalschnitt durch einen 15 Tage nach dem Ausschlüpfen conservirten *Ammocoetes*, um die Verhältnisse des *Vagus* zu den Kiemenspalten darzulegen. Es bestehen 6 *Vagusganglien*, deren jedes einen Nerv hinter der dazu gehörigen Kiemenspalte abgiebt, woraus wiederum folgt, dass die erste der dauernd erhaltenen Kiemenspalten, hinter welcher der *Glossopharyngeus* herabsteigt, der Hyoidspalte der Fische und nicht, wie *JULIN* und *VAN BENEDEN* behaupten, der Spritzlochspalte homolog ist.

#### Tafel 12.

- Fig. 1. Horizontalschnitt durch einen 9 Tage n. d. A. alten *Ammocoetes*. Zeigt den *N. lateralis*, welcher dicht unter dem *Ectoderm* verläuft, ohne aber im geringsten mit demselben in Zusammenhang zu stehen. In den *Ectoderm-* und *Mesodermzellen* finden sich eben so wie auch in dem *Lateralis* selbst noch *Dotterplättchen*. Vergr. 700.
- Fig. 2. Querschnitt durch den Rumpf eines gleichfalls 9 Tage alten *Ammocoetes*, um die Lagerung des *Lateralis* in Bezug auf das *Ectoderm* und die *Urwirbelmuskulatur* zu zeigen. Der Nerv (*Lat.*) liegt noch oberhalb der Spitzen der *Urwirbel*. Vergr. 330.
- Fig. 3. Querschnitt durch den Rumpf eines 12 Tage alten *Ammocoetes*. Der *Lateralis* ist schon über die *Urwirbelspitze* nach innen und unten in die Nähe des *Medullarrohres* gerückt. Auf gleicher Höhe mit dem *Lateralis* hat der Schnitt rechts ein *Seitenorgan* getroffen. Vergr. 330.
- Fig. 4. Componirter Sagittalschnitt durch einen 14 Tage alten *Ammocoetes*, um die Lagerung der eben gebildeten *Seitenorgane* zu zeigen. Vergr. 130.
- Fig. 5. Eines derselben vergrößert. Vergr. 700.
- Fig. 6. Vgl. Fig. 2, der *Lateralis* in seiner Lagerung 700 mal vergr.
- Fig. 7. Von demselben *Ammocoetes*; es scheint eine Verbindung vom *Lateralis* in das *Ectoderm* zu wachsen. Vergr. 700.
- Fig. 8. Vgl. Fig. 3. Der *Lateralis* in seiner Lagerung 700 mal vergr.
- Fig. 9. Querschnitt durch die mittlere Partie des Rückens eines ganz erwachsenen *Ammocoetes*, um die Anlagerung des dorsalen Astes eines *Spinalnerven* an den *Lateralis* zu zeigen. Vergr. 30.
- Fig. 10. Dasselbe Präparat; man erkennt, wie die Fasern des *Spinalnerven* dem *Lateralis* dicht anliegen, keine einzige aber tritt in irgend welche Verbindung mit ihm. Vergr. 330.
- Fig. 11. Querschnitt durch die Region der 3. Kiemenspalte eines 13 Tage alten *Ammocoetes*. Man erkennt bei *Sei.Org.* eines der *branchialen Sinnesorgane*, bei *Vag.* ein *Vagusganglion*. Vergr. 200.



- Fig. 12. Querschnitt durch die Region der Ohrblase eines 12 Tage alten *Ammonoetes*. Bei *R.rec.fac.* liegt dicht an der Ohrblase der im Querschnitt getroffene *R. recurrens facialis* und dicht an ihm in der Epidermis ein Seitenorgan. An dieser Stelle weicht die nach vorn vordringende Urwirbelmuskulatur aus einander. Vergr. 200.
- Fig. 13. Dieselbe Partie von einem halberwachsenen *Ammonoetes*. Links ist das Seitenorgan durch den Querschnitt getroffen. Bei *R.rec.fac.* sieht man den sehr stark gewordenen *R. recurrens*. Vergr. 200.
- Fig. 14—15. Querschnitte durch einen halberwachsenen *Ammonoetes*, um die Lagerung des dorsalen Hypoglossusganglions zum Lateralisganglion zu demonstrieren. Die Zellen des Hypoglossusganglions liegen dicht unter dem Lateralisganglion, auch in dem dorsalen Ast des Hypoglossus finden sich noch Ganglienzellen. Vergr. 330.
- Fig. 16. Querschnitt durch denselben *Ammonoetes*, um die Lagerung des ersten Spinalganglions zum Stamm des Lateralis zu erweisen. Vergr. 330.
- Fig. 17—19. Querschnitte durch denselben *Ammonoetes*, um die Irrigkeit der Behauptung zu zeigen, als verbände sich der Hypoglossus mit dem Lateralis. In Fig. 17 trifft der Schnitt den Stamm der 2. ventralen Wurzel des Hypoglossus, die sich in einen ventralen und einen dorsalen Ast scheidet. Der dorsale liegt in Fig. 18 dem Lateralis so dicht an, dass man ihn fast als damit eine Einheit bildend ansehen könnte, in Fig. 19 zieht er aber wieder an ihm vorbei. Vergr. 330.
- Fig. 20. A—C. Aus Sagittalschnitten durch einen *Petromyzon*, um zu zeigen, wie auch bei ihm die Spinalnerven an dem Lateralisstamm vorbeiziehen, ohne mit ihm zu verschmelzen. Keine einzige Faser biegt in solcher Weise um, dass sie in den Faserverlauf des Lateralis eingehen könnte. Vergr. 100.

## Tafel 13.

Fig. 1—11. Querschnitte durch die Anal- und Cloacalgegend eines ausgewachsenen *Ammonoetes*.

Die einzelnen Schnitte folgen nicht direct auf einander, sondern sind aus einer bedeutend größeren Zahl in Intervallen ausgewählt. Sie zeigen die Anwesenheit der sympathischen Ganglienzellen (Fig. 5—8 *Sy. Gl.*) und zugleich das Vorhandensein einer Cloake, da auf Fig. 8 u. 9 deutlich die Einmündung der Nierengänge in den Analdarm zu erkennen ist. Die Leibeshöhle (*L.*) fängt bei Fig. 7 an.

Fig. 12—18 und

## Tafel 14.

Fig. 1—10 sind Querschnitte durch dieselbe Körperregion eines erwachsenen *Petromyzon* ♂ und gleichfalls, wie die Fig. 1—11 auf Taf. 13, in größeren Intervallen aus der gesammten Serie ausgewählt. Sie zeigen eine bedeutende Zunahme der sympathischen Ganglienzellen und die Auflösung der Verbindung des Nierenganges mit dem Darm *D*. Dieser liegt frei unterhalb der Leibeshöhle, in welche bei *Ni* Taf. 14 Fig. 1 die Nierengänge einmünden, um auf dem als Penis vorstülpbaren Porus abdominalis (Taf. 13 Fig. 12—16 *P.*) zugleich mit den Geschlechtsproducten ins Freie zu gelangen. Auf Taf. 13 Fig. 15—18 u. Taf. 14 Fig. 1—6 findet sich bei *Mu.* die sog. Afterflossenmuskulatur, welche bei *Ammonoetes* fehlt, eben so wie auch auf Taf. 13 Fig. 12—17 u. Taf. 14

Fig. 1—8 bei *Ly*, der große Lymphraum, der gleichfalls bei *Ammonoetes* fehlt und bei *Petromyzon* von einzelnen Spinalarterien und Spinalnerven (Taf. 14 Fig. 5—7 *N.sp.* u. *Art.sp.*) durchzogen wird.

Fig. 11—14. Stücke von Sagittalschnitten durch einen halberwachsenen *Ammonoetes*.

Fig. 11. Aus 24 Schnitten zusammengestelltes Bild, um den Verlauf des Facialis und Glossopharyngeus vor und hinter der Hyoidspalte, zugleich auch die Ganglien des Lateralis, Vagus, Acusticus und Trigeminus zu zeigen.

Fig. 12—14. Schnitte durch denselben *Ammonoetes*; Fig. 12 zeigt den Stamm des Facialis getroffen, Fig. 13 den Theilungspunkt, wo der R. hyoideus vom R. mandibularis abgeht, Fig. 14 einen Schnitt durch beide Äste.

Tafel 15.

Fig. 1—3 sollen die Lagerung der Sympathicusganglien und -Fasern zum Urogenitalapparat verdentlichen.

Fig. 1. Combinirte Querschnitte durch einen *Petromyzon* vor der Anusgegend, ungefähr dem Stadium auf Taf. 14 Fig. 4—7 entsprechend. Vergr. 40.

Fig. 2. Zwei combinirte Sagittalschnitte aus derselben Partie eines *Petromyzon*, wobei zu bemerken, dass die Schnitte etwas schräg gefallen sind. Vergr. 25.

Fig. 3. Querschnitt durch einen erwachsenen *Ammonoetes*, der Fig. 6 auf Taf. 13 entsprechend. Vergr. 65.

Fig. 4. Stück eines Sagittalschnittes von *Petromyzon*, um die Lagerung der Spinalganglien und der dorsalen Äste der motorischen Spinalnerven zu zeigen. Vergr. 65.

Fig. 5. Stark vergrößerte Partie des sympathischen Geflechtes von *Petromyzon*. Vergr. 330.

Fig. 6. - - - - - mit einer vielkernigen Ganglienzelle. Vergr. 330.

Fig. 7. - - Spinalganglienzellen von *Petromyzon*. Vergr. 330.

Fig. 8—10. - - Sympathicus-Ganglienzellen von *Petromyzon*, über dem After gelegen. Vergr. 330.

Fig. 11—13. - - Sympathicus-Ganglienzellen eines erwachsenen *Ammonoetes*. Vergr. 550.

Fig. 14. Eine kleine Ganglienzelle im Sympathicus zwischen Bauchwand und Peritonealwandung eines *Petromyzon* (vgl. Fig. 2 bei *x*). Vergr. 330.